N° d'ordre
226 42

1950

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES

PAR

Mme VAN CAMPO-DUPLAN

Licenciée ès-Sciences

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR LA PHYLOGÉNIE DES ABIÉTINÉES D'APRÈS LEURS GRAINS DE POLLEN.

2me THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenue publiquement le 19 Mars 1949 devant la Commission

MM. H. GAUSSEN, *Président*
G. CHALAUD } *Examinateurs*
R. MORQUER }

TOULOUSE
IMPRIMERIE P. JULIA, 2, RUE TEMPONIÈRES

—

1950

RECHERCHES
SUR LA PHYLOGÉNIE DES ABIÉTINÉES
D'APRÈS LEURS GRAINS
DE POLLEN

PAR

Mme VAN CAMPO-DUPLAN

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTÉ DES SCIENCES

PERSONNEL

MM. DUPOUY .. .. Doyen.
CAPDECOMME .. .. Assesseur.

Honorariat

MM. DELTHEIL .. .. Recteur honoraire, Doyen honoraire.
DOP .. .. Doyen honoraire, Professeur honoraire.
JACOB .. .. Professeur honoraire.
BOUASSE .. .. » »
SOURISSEAU .. .. » »
CLARENS .. .. » »
CAMICHEL .. .. » »
MENGAUD .. .. » »

Professeurs

MM. ROY .. .. Mécanique rat. et appl. Corresp. de l'Institut.
DELTHEIL .. .. Calcul différentiel et intégral.
VANDEL .. .. Zoologie.
CATHALA .. .. Chimie-Physique et électro-chimie.
MIGNONAC.. .. .. Chimie générale.
DESPAX .. .. Zoologie appliquée et Hydrobiologie.
ESCANDE .. .. Mécanique des fluides.
JACQUES .. .. Mathématiques générales.
DUPOUY .. .. Physique, Corresp. de l'Institut.
PICHOT .. .. Physique.
GAUSSEN .. .. Botanique.
CASTÉRAS .. .. Géologie.
BEDOS .. .. Chimie.
CHALAUD .. .. Botanique agricole.
CAPDECOMME.. .. .. .. Minéralogie.
DUPIN .. .. Electrotechnique.
TEISSIÉ-SOLIER .. .. .. »

Professeurs sans chaire

MM. NOUVEL .. .. Zoologie
MORQUER .. .. Botanique.
GALLAIS .. .. Chimie.

Maîtres de conférences

MM. RIVALS .. .. Agriculture.
DIXMIER .. .. Mathématiques.
CALAS .. .. Chimie.
FERT .. .. Physique.
BLAIZOT .. .. Physiologie
DURAND E. .. .. Physique théorique

Chargé de cours

M. PALOQUE .. .. Astronomie

Chargé de conférences

M. DURAND G. .. .. Astronomie

Secrétariat

M. ARGILAS .. .. Secrétaire.

N° d'ordre
226

1950

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES

PAR

Mme VAN CAMPO-DUPLAN

Licenciée ès-Sciences

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR LA PHYLOGÉNIE DES ABIÉTINÉES D'APRÈS LEURS GRAINS DE POLLEN.

2me THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenue publiquement le 19 Mars 1949 devant la Commission

MM. H. GAUSSEN, *Président*
G. CHALAUD, R. MORQUER } *Examinateurs*

A mon Maître

LE PROFESSEUR H. GAUSSEN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548911_0136

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS SUR LES POLLENS

I. — INTRODUCTION

Les chercheurs ont entrepris l'examen des grains de pollen dont ils ont donné des descriptions plus ou moins complètes quand les loupes et les microscopes permirent l'examen des corps mesurant quelques centièmes de millimètre ; ces études ont pris un intérêt nouveau avec les méthodes de recherche basées sur l'analyse pollinique qui consiste à séparer et à reconnaître les grains de pollen d'un mélange.

Ces méthodes se sont révélées très utiles dans de nombreux domaines.

Les analyses des grains de pollen contenus dans l'atmosphère ont permis d'identifier les principales plantes qui provoquent le rhume des foins. Les malades immunisés avec des extraits de pollen de ces plantes sont à l'abri de rechutes.

Les grains de pollen servent de nourriture à une faune d'insectes qui vivent sur les fleurs ; certains d'entre eux mangent le pollen des graminées de la façon dont nous mangeons des noix. Le plancton d'eau douce bénéficie, lors de la floraison de certains arbres, des graminées et autres plantes à pollen abondant, d'un supplément de nourriture considérable ; en effet, j'ai pu constater qu'il était tombé en 48 heures au mois d'avril au-dessus du Bois de Boulogne et de ses environs à Paris, 1.680 grammes de pollen à l'hectare. Les abeilles se nourrissent en partie de grains de pollen, et il est utile de connaître ceux qui leur causent des dommages.

L'analyse pollinique des miels est un moyen sûr de trouver les nectars qu'ils contiennent et de déceler ainsi les falsifications.

L'un des domaines où l'application de l'analyse pollinique donne de fructueux résultats est l'étude des charbons, des tourbes, des vases et de sédiments variés. Toute une chronologie du Quaternaire est fondée sur les différents horizons polliniques reconnus dans les tourbières. Les proportions variables des grains de pollen des différentes essences forestières permettent de reconstituer l'aspect de la végétation d'un même lieu sous des climats successifs ; de même que la présence des pollens de certaines plantes permet de conclure à la pratique de défrichements suivis de mises en culture par l'homme.

Je ne pense pas devoir insister sur l'intérêt que présente en Botanique la connaissance des grains de pollen, je souhaite que les chapitres qui suivent puissent en convaincre le lecteur.

La connaissance de la morphologie des grains de pollen est donc du plus haut intérêt. Toutefois la période est encore éloignée où il sera possible de trouver dans les flores, près de la description de la graine par exemple, celle des grains de pollen de chaque plante, ainsi qu'il est réalisé dans certaines flores mycologiques pour les spores.

Le but de ce travail est de contribuer à l'établissement d'une classification naturelle des Abiétinées par l'étude de la morphologie des grains de pollen des arbres de cette famille.

Pour les études polliniques, je me suis référée à des ouvrages abondamment illustrés, et j'ai étudié des grains de pollen en grand nombre. Je n'ai pu malheureusement me procurer autant d'échantillons que je l'eusse désiré, néanmoins j'ai pu recueillir dans l'Herbier du Muséum d'Histoire naturelle de Paris de très précieux documents, ainsi que dans l'Herbier du Laboratoire forestier de Toulouse. Les échantillons frais ont été prélevés dans les Arboretums des Barres à Nogent-sur-Vernisson, de la Maulévrie près d'Angers, de Vilmorin à Verrières-le-Buisson, de Jouéou près de Luchon, à la ville Thuret à Antibes et dans diverses forêts.

Mes recherches pour l'étude de l'évolution des groupes se sont aidées, pour les Conifères et les Abiétinées en particulier, des Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse dirigé par le Professeur H. Gaussen. L'étude de la classification naturelle de certains groupes est très avancée et les conclusions phylogéniques pour la famille des Abiétinées tiennent compte de l'étude de très nombreux caractères. J'ai fait cependant tous mes efforts pour entreprendre mes recherches avec une grande liberté d'esprit. J'ai donc essayé d'acquérir quelques idées d'ensemble sur le degré d'évolution des caractères des grains de pollen en étudiant d'abord les grains de pollen des grandes familles d'Angiospermes que la majorité des auteurs considèrent comme évoluées ou très évoluées. J'ai réuni mes conclusions en un premier ensemble, sorte d'avant-propos pour l'étude de la famille des Abiétinées.

J'ai groupé en une seconde étude les généralités sur les grains de pollen des Abiétinées, c'est-à-dire quelques données sur leur morphologie, sur le sens d'évolution de leurs caractères et une parenthèse sur les hybrides.

J'ai donné ensuite les résultats de mes longues observations faites au microscope. Un chapitre sur les techniques commence cette partie de mon travail, il est suivi de l'étude des grains de pollen de chaque famille. Enfin viennent les conclusions phylogéniques. J'ai cru bon d'adjoindre à ce travail une courte vue d'ensemble du pollen des Conifères.

II. — REMERCIEMENTS

C'est M. le Professeur Gaussen, dont la bienveillante compréhension est si appréciée des étudiants qui sollicitent ses conseils, qui m'avait encouragée, il y a quelques années, à faire dans son Laboratoire un Dip'ôme d'Etudes Supérieures sur les pollens des plantes mellifères.

Ce travail, qui m'a valu récemment le prix Gaussail de l'Académie des Sciences, Inscriptions et Belles Lettres de Toulouse, avait été l'occasion pour M. le Professeur Gaussen de m'encourager à continuer dans cette voie.

Depuis lors, j'ai pu me consacrer à l'étude des grains de pol!en grâce aux nombreux concours qui m'ont été accordés.

Je voudrais tout d'abord exprimer à M. le Professeur Gaussen ma profonde et respectueuse gratitude pour les conseils et les encouragements qu'il m'a sans cesse prodigués, avec une inépuisable complaisance, pendant ces recherches qu'il a bien voulu diriger.

Je remercie vivement MM. les Professeur Chalaud et Morquer qui me font l'honneur de faire partie du jury chargé de juger ce mémoire.

Je dois à la Commission de Bio'ogie végétale du Centre National de la Recherche Scientifique l'aide matérielle qui m'a permis de poursuivre mes travaux. Je suis pronfondément reconnaissante à M. le Professeur Combes, membre de l'Institut, et à M. le Professeur Emberger d'avoir bien voulu accepter de me parrainer devant cette commission.

Il m'aurait été agréable de travailler au Laboratoire Forestier de Toulouse, et l'abondante correspondance que j'ai échangée avec M^lle^ Y. de Ferré, chef de Travaux, me fait regretter de n'avoir pu poursuivre mes recherches en collaboration p!us directe avec une spécialiste si avertie des Conifères.

J'ai bénéficié à Paris de nombreux concours qui m'ont été infiniment précieux; M. A. Pacaud, Maître de Recherches au C.N.R.S., m'a d'abord accueilie dans son Laboratoire.

J'ai pu ensuite travailler au Laboratoire de M. le Professeur Vaufrey qui a mis un excellent microscope à ma dispo-

sition à l'Institut de Paléontologie humaine dirigé par M. le Professeur VALLOIS.

M. le Professeur A. CHEVALIER, membre de l'Institut, m'a bien obligeamment communiqué des échantillons de l'Herbier Colonial, il m'est agréable de l'en remercier ici.

M. TROUVELOT, directeur au Centre National de Recherches Agronomiques, s'est toujours intéressé à l'étude des pollens et m'a particulièrement aidée au début de mes recherches.

M. le Professeur G. DUBOIS, de la Faculté des Sciences de Strasbourg, et Mme C. DUBOIS m'ont fourni de nombreux documents concernant l'analyse pollinique ; qu'ils veuillent bien accepter mes vifs remerciements.

Un très grand nombre d'échantillons de l'Herbier général du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris ont été recueillis pour moi par M. WILLMAN; que M. le Professeur HUMBERT veuille bien trouver ici l'expression de mes remerciements.

M. JOVET m'a toujours donné de nombreux renseignements avec la plus grande bienveillance.

Un très grand nombre d'échantillons frais m'ont été nécessaires. M. le Professeur BLARINGHEM, membre de l'Institut, m'a fait envoyer des échantillons prélevés à l'Arboretum de la Maulévrie, près d'Angers, il m'est agréable de pouvoir l'en remercier ici.

M. ROL, sous-directeur de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts, a bien voulu m'introduire à l'Arboretum des Barres, près de Nogent-sur-Vernisson, où j'ai recueilli un très grand nombre d'échantillons sous la conduite de M. l'Inspecteur TANTON et de M. GÉANT.

J'ai également récolté de nombreux échantillons à l'Arboretum de VILMORIN, à Verrières-le-Buisson ; j'ai toujours été accueillie avec la plus grande complaisance et obligeamment aidée dans mes récoltes ; M. SIMONET m'a fait des envois à plusieurs reprises.

Enfin, je termine en signalant que j'ai eu le précieux avantage de recevoir des échantillons rares de l'Arboretum de Joueou.

III. — HISTORIQUE

Les études morphologiques des grains de pollen ont été entreprises le plus souvent dans le but d'établir des tableaux dichotomiques permettant de les reconnaître dans différents mélanges. Mon intention n'est pas ici de faire la bibliographie complète des travaux sur les grains de pollen . R. P. Wodehouse et G. Erdtmann ont publié dans leurs traités des historiques très documentés, ou des listes de travaux sur la pollenanalyse, ou pour employer le vocable actuel, sur la palynologie. Ces travaux, nombreux d'ailleurs, intéressent plusieurs domaines suivant que les pollens sont contenus dans le miel, dans l'atmosphère ou dans divers sédiments.

Les travaux phylogéniques d'après les pollens sont rares; ce qui peut s'expliquer pour les Abiétinées par le fait que la taille de certains pollens et la présence d'un système anémochorique chez la plupart des genres, permettent de les reconnaître au premier coup d'œil; cette connaissance imparfaite a suffi la plupart du temps aux pollenanalystes .

Dans certains cas, il s'est avéré nécessaire de distinguer quelques espèces de Pins par exemple, et leur pollen a été étudié sans qu'il soit fait appel à des vues d'ensemble sur le genre.

La première partie de cet historique sera consacrée à l'étude de quelques travaux sur les pollens des Abiétinées. J'ai été amenée à prendre en considération des ouvrages ou des articles qui traitent de la morphologie des pollens, et accessoirement des pollens d'Abiétinées, ou bien d'articles destinés à permettre la diagnose des pollens, dans les tourbes par exemple. Je ne donnerai une analyse détaillée que des travaux qui offrent un intérêt pour l'étude de la phylogénie des Abiétinées par leur grain de pollen.

La seconde partie de l'historique traitera des acquisitions récentes sur la phylogénie des Abiétinées.

L'un des premiers pollinistes qui se soit intéressé aux grains de pollen d'Abiétinées est Hugo von Mohl, qui a émis sur la structure du pollen du Pin des opinions tout à fait particulières, en effet, il écrit en 1835 :

« L'enfoncement qui se trouve dans le grain sec entre les deux éminences, répond au pli des pollens des Monocotylédones... Il y a pourtant encore une circonstance à considérer, c'est la séparation de l'arc

des éminences, qui n'est pas visible dans le grain sec, mais ne commence à se montrer que lors de l'extension de la membrane externe dans l'eau. Je considère cette séparation comme une tendance à la formation de deux autres plis, et c'est sous ce rapport que j'ai présenté ci-dessus ce pollen comme une formation intermédiaire entre les pollens pourvus d'un pli et ceux qui en ont trois...»

Von Mohl prenait pour des sillons germinaux les racines proximales des ballonnets.

Ces conceptions furent vite abandonnées, et H. Hassal, en 1842, ne parle que d'un seul sillon.

Les auteurs, dont les noms suivent, donnent des descriptions plus ou moins correctes des pollens d'Abiétinées, mais n'entrent pas dans des considérations phylogéniques :

1860, H. Schacht,

1877, Edgeworth,

1882, Juranyi.

« L'organisation mécanique des grains de pollen » est très bien comprise par Vesque (T.) dès 1883.

En 1889, Mangin, dans ses observations sur la membrane du grain de pollen mûr, semble avoir une idée assez exacte de l'exine du pollen du Pin sylvestre, mais donne une interprétation erronée de l'intine.

Hugo Fischer n'accorde pas une place très large aux pollens à ballonnets dans son important travail en 1890.

En 1892, Strasburger (E.) étudie les pollens des Gymnospermes du point de vue particulier des phénomènes de fécondation, la morphologie des grains ne l'intéresse qu'accessoirement.

En 1898, Gagnepain (H.-F.) insiste sur l'intérêt que présentent les grains de pollen pour la classification, il me paraît nécessaire de le citer, son opinion étant alors assez révolutionnaire :

« Les caractères tirés des utricules polliniques peuvent et doivent s'ajouter aux caractères morphologiques pour les compléter, fixer un groupe sur la place duquel il y a des divergences d'opinion, le scinder avec plus de précision, donner à des caractères morphologiques une importance qu'ils méritent, enlever à d'autres une valeur qu'ils n'ont pas, afin d'arriver autant que possible à la Classification naturelle parfaite par une connaissance plus étendue et plus précise de la subordination des caractères ».

En 1901, il donne sur le pollen des hybrides des indications très intéressantes, malheureusement ses travaux sur les pollens semblent avoir été à peu près ignorés.

Pollock (J.-B.), en 1906, s'est occupé des anomalies des cellules prothalliennes, les dessins qu'il en donne montrent qu'il a vu la continuité de structure entre la calotte et les ballonnets, alors que la majorité des auteurs qui l'ont précédé considéraient la calotte comme une formation spéciale.

En 1913, Gagnepain publie sur les pollens des hybrides un article dont les conclusions sont parfois contestables.

Potonie et Gothan, dans leur Palaobotanischen Prak-

tikum, Berlin 1913, exposent des techniques intéressantes pour l'étude des grains de pollen.

Dokturowsky et Kudrjaschow font paraître en 1924 un article dans lequel les pollens à ballonnets sont différenciés surtout par leur taille.

En 1925, la classification des pollens d'Alice Pope forme un essai intéressant, mais les résultats acquis sont bien minces.

H. Meinke publie en 1927 toute une une série de dessins de grains de pollen ; ses dessins des pollens de *Picea excelsa* et *Pinus montana* montrent qu'il n'a pas compris la structure de la zone germinale des pollens à ballonnets, ni la nature de la calotte.

La même année paraît une étude intéressante de Stark qui essaie de différencier les pollens de *Pinus montana* et de *Pinus silvestris* par l'étude des variations des dimensions du grain de pollen; cette méthode biométrique sera largement utilisée par la suite.

En 1928 paraît un important article de phylogénie de F. Pohl qui concerne surtout les Monocotylédones.

En 1929, Hormann (H.) essaie de distinguer des pollens des *Pinus montana*, des *P. silvestris* et *P. cembro*, par les méthodes biométriques auxquelles il est attaché. Il essaie même, en photographiant les ballonnets à un fort grossissement, de reconnaître les grains par la forme du réseau superficiel.

La même année paraît un livre abondamment illustré d'Armbruster et Œnike sur les pollens, ce travail qui offrait un gros intérêt au moment de sa publication est actuellement dépassé.

En 1933, Jimbo, à la suite d'un essai de diagnose des essences silvatiques, arrive à une conclusion bien décourageante :

« As a rule, distinction betwen species within a genus is impossible ; sometime even different genera cannot be distinguished as in Cupressaceae ».

En 1934, Kirckheimer donne une description, d'ailleurs incomplète, des pollens de quelques *Tsuga*.

En 1935, Wodehouse (R. P.) publie un magistral traité sur les pollens, c'est le premier ouvrage d'ensemble qui paraît sur la question; son titre : « Pollen grains, their structure, identification and significance in Science and Medicine » montre que l'auteur a voulu embrasser un très vaste domaine, et ne pas se cantonner dans un seul des aspects de l'étude des pollens, comme l'ont fait la plupart des auteurs qui se sont occupés de ce sujet.

Après un historique extrêmement documenté, l'auteur consacre trois chapitres aux techniques d'observation des pollens; le chapitre concernant l'analyse pollinique des tourbes a été traité par Erdtmann; les analyses de pollen atmosphérique constituent le but principal de l'ouvrage, l'auteur y consacre deux chapitres.

Après des généralités sur les caractères des grains de pollen, il passe à l'étude de nombreuses espèces.

Les dessins qui illustrent l'ouvrage sont remarquablement présentés.

La phylogénie des Gymnospermes d'après leurs grains de pollen a été étudiée, et, à la page 250, l'auteur donne un tableau résumant son opinion sur ce sujet. Quelques données de ce tableau sont en contradiction avec les opinions actuelles sur la phylogénie des Gymnospermes. Les Bennettitales, issues des Cordaïtales, auraient été la première souche de toutes les Conifères. Il est très difficile d'admettre cette opinion, même du point de vue pollinique. Dans cette classification, les pollens à ballonnets du genre Pin, par exemple, sont considérés comme très évolués, comme plus évolués que les pollens géants et sans ballonnets des *Pseudotsuga*.

Si les interprétations de R.-P. Wodehouse peuvent fournir matière à discussions, son apport dans le domaine de la morphologie des pollens est inestimable.

En 1935, 1937, 1941, E. Zander publie une série de trois volumes sur l'apiculture, mais où l'étude des pollens tient une grande place.

En 1935, Jaeschke, dans son article sur la façon de distinguer les pollens de *Pinus silvestris*, *P. montana*, *P. cembro* par les méthodes biométriques, critique les conclusions de Stark émises en 1927 et de Hormann en 1929.

En 1936, R. Florin donne un important article sur la structure des grains de pollen des Cordaïtales; ces grains ont un volumineux sac à air qui les enveloppe, sauf sur la zone germinale, et Florin voit dans le recollement progressif de ce sac à la partie proximale du grain, l'origine des pollens à ballonnets. A son avis les grains de pollen de certains genres de la famille des Pinacées sont morphologiquement plus près de ceux des Cordaïtales que des pollens d'aucun autre groupe de Gymnospermes. Pour lui, cette opinion est en partie confirmée par le fait que des grains de pollen de Pin trouvés dans des dépôts postglaciaires de Suède avaient un sac à air unique.

En 1938, Geneviève Dubois publie un article sur le pollen et la phylogénie chez les Abiétinées; ce travail avait pour but principal d'apporter une confirmation aux travaux de F. Flous, dont j'aurai l'occasion de parler par la suite; cet article bien documenté contient cependant quelques contradictions.

En 1940, Cain (Stanley A.) donne une étude critique très perspicace de la méthode biométrique en pollenanalyse.

L.-H. Granwell publie en 1940 et en 1942 des études sur les pollens de Nouvelle-Zélande; son étude de 1940 traite des pollens des Podocarpacées, elle reprend pour la phylogénie les opinions émises par Florin en 1926.

Un travail assez complet sur la morphologie des pollens a été publié par K. Bertsch en 1942 : en ce qui concerne les Abiétinées, ce travail est très insuffisant. D'une façon générale, il semble que les Allemands qui ont beaucoup étudié la mor-

phologie des pollens, ne se soient pas intéressés aux questions de phylogénie.

En 1943, le grand polliniste suédois G. ERDTMAN publie sur les pollens, l'ouvrage le plus important paru depuis « Pollen grains... », de WODEHOUSE. ERDTMAN est connu pour ses études bibliographiques extrêmement scrupuleuses, et son livre est une mine de renseignements. Il a étudié très attentivement la morphologie des pollens d'Abiétinées et en donne de nombreux dessins. G. ERDTMAN a beaucoup publié avant et après cette date sur la pollenanalyse, mais c'est seulement dans son livre que les pollens d'Abiétinées tiennent une place considérable.

En 1944, R. FLORIN publie un article du plus haut intérêt pour la question qui nous occupe; il discute notamment les opinions de WODEHOUSE dont j'ai fait état plus haut. FLORIN a l'avantage de pouvoir s'appuyer sur des documents paléobotaniques. J'aurai par la suite l'occasion d'étudier plus à fond ses opinions.

En 1945 paraît un article de J. DOYLE sur les mécanismes de pollinisation chez les Coniférales; sans donner de conclusions phylogéniques, l'auteur rapproche entre eux certains genres par leur mode de pollinisation, et ses vues éclairent d'un jour nouveau la question du rôle et de l'utilité des sacs à air.

J'ai publié en 1946, en 1947 et en 1948 quelques articles sur la morphologie des pollens et sur les hybrides.

Enfin je discuterai quelques articles récents de G. ERDTMAN sur la nomenclature en palynologie.

*
* *

J'aborderai maintenant la seconde partie de cet historique où je me suis donné pour tâche de résumer brièvement les acquisitions récentes sur la phylogénie des Abiétinées.

Les travaux les plus importants concernant l'ensemble de la famille ont été publiés au Laboratoire forestier de Toulouse, sous la direction du professeur H. GAUSSEN.

Je prendrai comme point de départ la Thèse publiée par F. FLOUS en 1936. Dans ce travail extrêmement documenté, elle présente un tableau où elle étudie 52 caractères dont le stade d'évolution est indiqué par des signes + ou —. La comparaison des signes correspondants pour plusieurs genres permet d'estimer les parentés possibles. Son point de vue sur l'évolution des Abiétinées est résumé dans le schéma ci-contre.

En 1938, F. FLOUS porte les caractères étudiés à 58.

Des idées et des découvertes nouvelles ont permis à Y. de FERRÉ et H. GAUSSEN de modifier le tableau de F. FLOUS comme on le voit ci-contre.

Y. de FERRÉ, en 1939, a étudié les cotylédons et porté à 70 le nombre des caractères étudiés.

Cette classification fondée sur l'étude d'un très grand nombre de caractères a de grandes chances d'être très voisine de la classification naturelle.

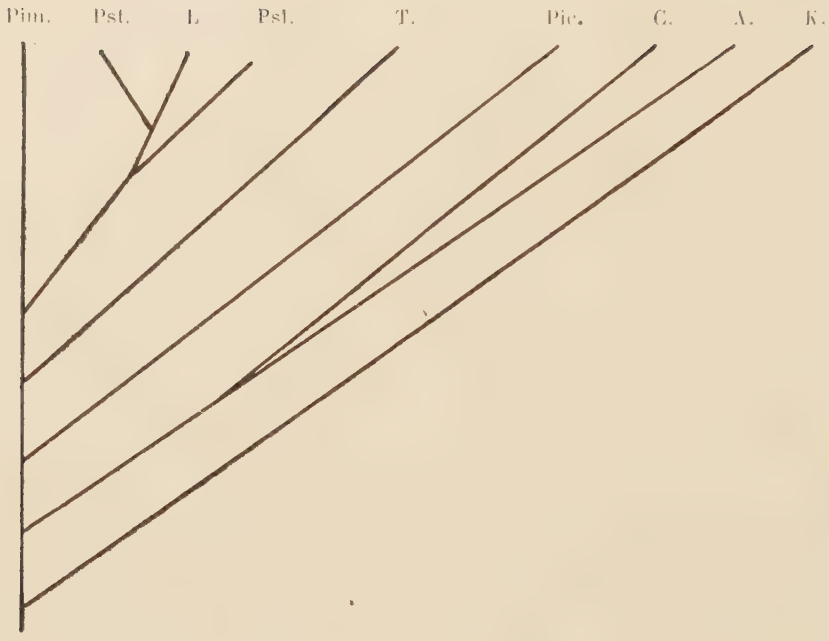


Fig. I. — Phylogénie des Abiétinées d'après F. Flous, 1936

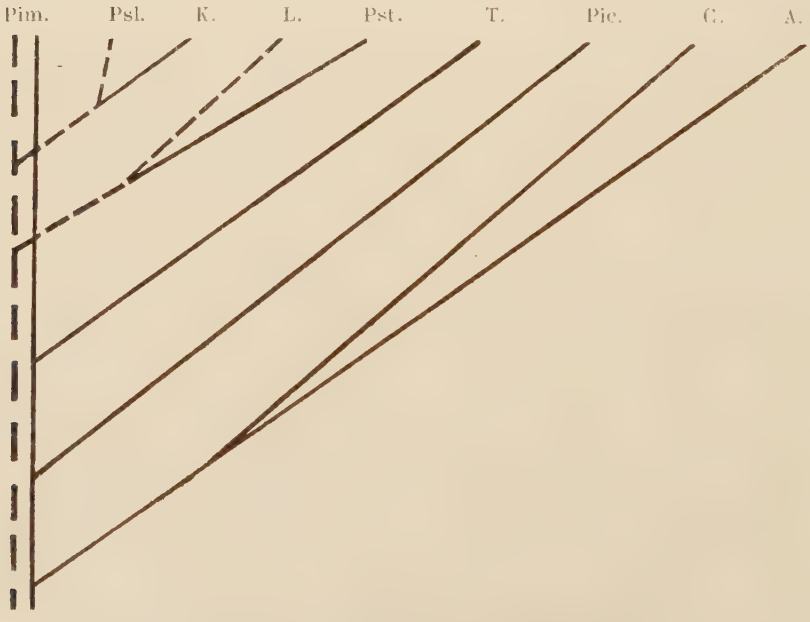


Fig. 2. — Phylogénie des Abiétinées
d'après Y. de Ferre et H. Gaussen, 1945

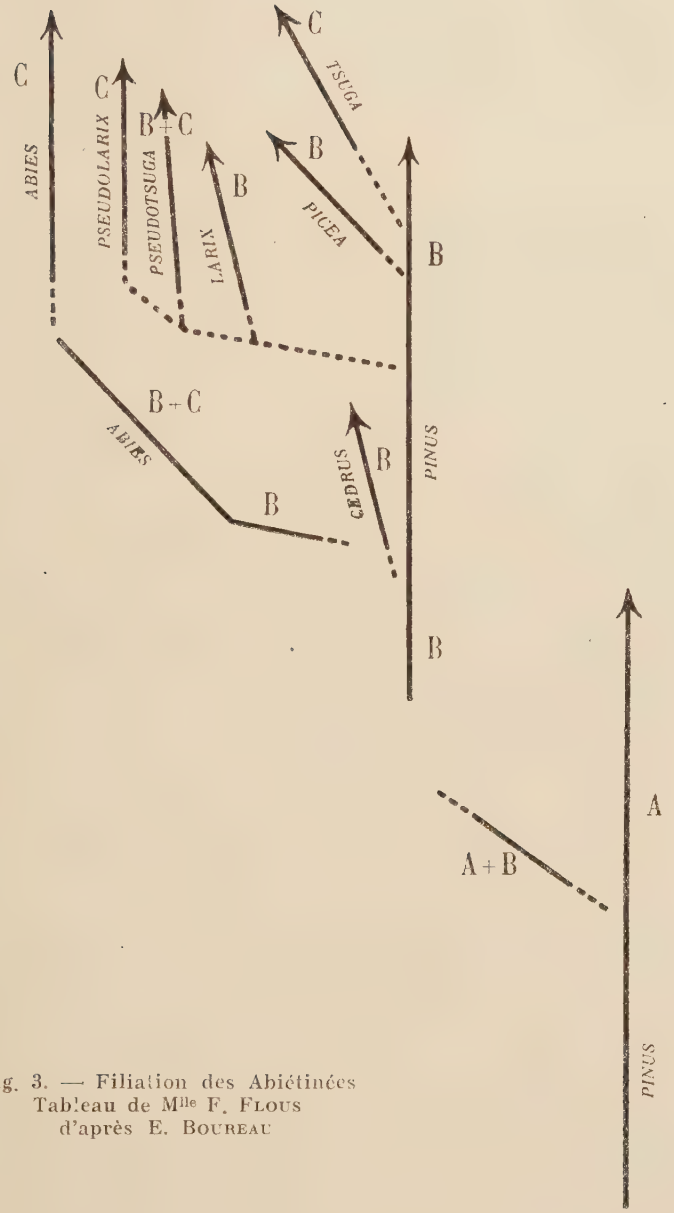


Fig. 3. — Filiation des Abiétinées
Tableau de Mlle F. Flous
d'après E. Boureau

En 1938, Ed. Bourreau publiait sa thèse de doctorat sur l'évolution des Pinacées basée sur l'ontogénie des plantules, les résultats sont résumés dans un tableau, dont l'interprétation par Mlle Flous est donnée par la figure 3, voir ci-contre :

Pour l'étude de chaque genre en particulier, j'ai consulté, avec les traités généraux, dont on trouvera la liste dans l'index bibliographique, les classifications ou les études suivantes :

Genre *ABIES*.

M. Th. Viguié et H. Gaussen 1928-1929, F. Flous. Thèse 1936.

- Genre *CEDRUS*.

Dallimore W. et A. Bruce Jackson 1923. Pilger R. 1926. Fitschen J. 1930. F. Flous 1938.

- Genre *KETELEERIA*.

F. Flous, Thèse, 1936. De Ferré et Gaussen, 1945.

Genre *LARIX*.

Ostenfeld C.H. et Syrach Larsen C. 1936.

- Genre *PICEA*.

Lacassagne H., Thèse, 1934. Flous F., Thèse, 1936. Bulard L., 1947.

- Genre *PINUS*.

Engelmann, 1880. Shaw G.R., 1909-1914. Dallimore W. et Jackson A., 1923. Pilger R., 1926. Rol R., 1932. Fritschen J., (2me édition 1940). Martinez M., 1945. De Ferré Y. et H. Gaussen, 1945.

Genre *PSEUDOLARIX*.

De Ferré Y., 1944. De Ferré Y. et H. Gaussen, 1945.

- Genre *PSEUDOTSUGA*.

Flous F., Thèse, 1936.

Genre *TSUGA*.

Flous F., Thèse, 1936. Van Campo-Dulpan M. et H. Gaussen, 1948.

IV. — GENERALITES SUR LES GRAINS DE POLLEN

D'une façon très générale les grains de pollen sont formés : d'une membrane externe ou exine, résistante et élastique, elle forme l'enveloppe protectrice des grains; de l'intine, membrane élastique qui concourt à la formation du tube pollinique; d'un protoplasme clair, important surtout chez quelques familles de Conifères, il permet les changements de volume du grain suivant qu'il emprunte ou qu'il restitue de l'eau au milieu ambiant; et d'un corps pollinique, siège de divisions cellulaires. (V. Tabl. II fig. 1, p. 32).

La composition chimique du grain de pollen est assez mal connue ; longtemps on a fait de l'intine un mélange de cellulose et de composés pectiques, et de l'exine une membrane cutinisée. Erdtman (1943) cite les travaux de Zetzsche et de ses collaborateurs comme les plus au point sur cette question. Ces auteurs ont isolé dans les spores de Lycopodes une substance qu'ils ont appelée sporonine. Les spores ont donné à l'analyse, des graisses, environ 50 % ; des acides et des protéines, environ 8 % ; 2 % de cellulose et 25 % de sporonine. Suivant Zetzsche, la sporonine se rapprocherait de certains terpènes. Le pollen de Pin sylvestre contient 21,9 % de sporonine et 2 % de cellulose, celui de *Picea orientalis* 20 % et 2 %, et celui de *Corylus Avellana*, 7.3 % et 1, 1 % respectivement des mêmes éléments.

Organisation et évolution

Dans ce chapitre, j'ai essayé de déterminer le sens d'évolution des caractères des grains de pollen ; pour cela, j'ai surtout étudié quelques espèces appartenant à des familles que la plupart des auteurs s'accordent à considérer comme évoluées.

Pour comprendre l'organisation des grains de pollen il faut les considérer dans leur milieu. Ces corpuscules sont, à un moment de la vie de la plante, abandonnés dans l'atmosphère, lorsqu'ils sont arrivés dans la chambre pollinique ou sur le stigmate, leur exine se déchire pour livrer passage au tube pollinique. La structure des membranes protectrices des grains de pollen doit pouvoir répondre à deux exigences principales : d'abord éviter la dessication du grain lors de son trajet dans l'atmosphère, en outre l'exine doit présenter des zones suffisamment fragiles pour qu'elles puissent se déchirer sous l'action de la pression interne du grain.

La première condition a été réalisée d'une façon très générale par la présence à l'intérieur du grain d'un protoplasme pouvant absorber ou restituer très rapidement de l'eau dans le milieu ambiant, ce mécanisme entraîne des changements de volume qui sont facilités par l'élasticité de l'exine.

Les grains de pollen des Taxodiacées, des Cupressacées, des *Pseudotsuga*, par exemple, qui sont sphériques à l'état turgescent, invaginent toute une partie de l'exine à l'intérieur du grain lorsqu'ils sont dans l'atmosphère. Si un grain n'est pas exactement sphérique, mais en forme d'ellipsoïde, l'invagination se fait le long du grand axe, c'est le cas du grain de pollen du Ginkgo, par exemple. Il arrive toutefois que l'invagination se fasse dans des directions imprécises ; on peut remarquer alors que la plupart de ces grains ont une exine très fine, et que l'intine s'est considérablement épaissie, rendant ainsi plus efficace une protection que l'exine seule n'aurait peut-être pas suffi à assurer.

De nombreuses Monocotylédones ont conservé ce principe d'invagination d'une partie de l'exine à l'intérieur du grain, ainsi s'explique le vaste sillon des Monocotylédones primitives.

Dans certains cas l'épaississement considérable de l'exine suffit à éviter la dessication ; les changements de volume sont alors devenus beaucoup plus limités mais ont été néanmoins permis par un système ingénieux de sillons ou de pores ; ces zones de moindre résistance permettent également l'émission du tube pollinique.

L'épaississement de l'exine s'est réalisée par l'apparition d'ornementations.

Chez les Gymnospermes, les grains à exine ornée sont assez rares, citons cependant les pollens de *Sciadopitys*, des Araucarias et des Gnetums principalement.

L'exine des Angiospermes évoluées porte de nombreuses ornementations dont le rôle a été très discuté. Wodehouse notamment pense qu'elles aident à la pollinisation par les insectes quand ils s'abreuvent de nectar. Il est possible que ces ornementations aient été un facteur propice à la zoogamie. Il semble toutefois que des considérations de déterminisme ne suffisent pas à expliquer dans tous les cas la présence d'ornementations. Prenons comme exemple les pollens des Saules et des Peupliers, alors que les premiers sont couverts d'une réticulation assez épaisse, les seconds, beaucoup plus gros, sont subsphériques, ils se présentent le plus souvent accolés les uns aux autres, et portent une exine très fragile. Or, si les Saules sont parfois zoogames, la quantité de pollen qu'ils émettent dans l'atmosphère est toujours appréciable et peut les faire considérer comme anémogames au même titre que les Peupliers.

Il semble donc dans ce cas que des facteurs autres que la pollinisation aient modifié les exines des grains.

Notons également que si les grains de pollen des Graminées, plantes anémogames, ont une exine lisse ou peu ornée, les pollens réunis en tétrades des Ericacées, zoogames, ont

une exine remarquablement lisse. D'autre part si l'on examine les couches successives de pollen emmagasinées dans un alvéole par les abeilles, il est facile de constater que des pollens lisses ou très peu ornés ont été recueillis par les butineuses.

L'acquisition d'ornementations est une forme d'évolution. Si l'on admet les opinions de HUTCHINSON sur les affinités entre les différentes familles d'Angiospermes, on remarque que les familles peu évoluées comme les Magnoliacées, les Rosacées, les Ranunculacées ont des grains peu ou pas ornés, tandis que des familles considérées comme évoluées, telles que les Cucurbitacées, les Malvacées, les Rubiacées, les Composées, les Labiées les Crucifères, les Iridées... ont des pollens très ornés.

La famille des Composées est celle qui présente les pollens les plus ornés, ceux-ci portent en général des épines et surtout des arêtes très décoratives. Nous remarquons dans cette famille un phénomène très intéressant et que nous retrouvons assez rarement, c'est la tendance à perdre cette ornementation acquise au cours de l'évolution. WODEHOUSE donne un exemple particulièrement significatif en étudiant la tribu des Ambrosiacées dans laquelle il considère comme primitif le grain de pollen de *Parthenice* qui est petit et fortement échinulé, et comme évolué le grain de pollen de *Euxanthium* qui est gros et où les ornementations ont presque disparu.

Il est possible que ce grain reflète l'état de surévolution (1) atteint par la famille des Composées.

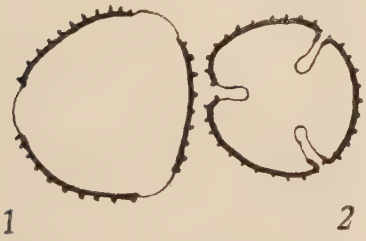


Fig. 4. — 1. Grain turgescent
2. Grain dans l'atmosphère

L'épaississement de l'exine et l'acquisition d'ornementations ont pour corollaire l'apparition de sillons où l'exine perd tout, ou partie, de ses ornementations, devenant plus fine, par conséquent plus élastique ; les changements de volume s'effectuent alors par invagination à l'intérieur du grain de ces zones de moindre résistance. Ce dispositif (fig. 4), offre en outre l'avantage de protéger la partie de l'exine qui est fine lors-

(1) La notion de surévolution est ainsi définie par GAUSSEN : « On constate que beaucoup de caractères partis du type *primitif* s'en éloignent dans une direction déterminée, pour prendre le type *évolué*, puis continuant d'évoluer, donnent l'apparence d'un retour vers le type primitif. Mais ce n'est pas un vrai retour. Ce type à allure primitive est en réalité la fin de l'évolution dans le cycle, c'est le type « *surévolué* ». Ce terme implique donc l'apparence de retour ancestral après évolution ».

que le grain est dans l'atmosphère. La formation des pores, petits orifices par lesquels l'intime peut sortir, permet également les changements de volume des grains.

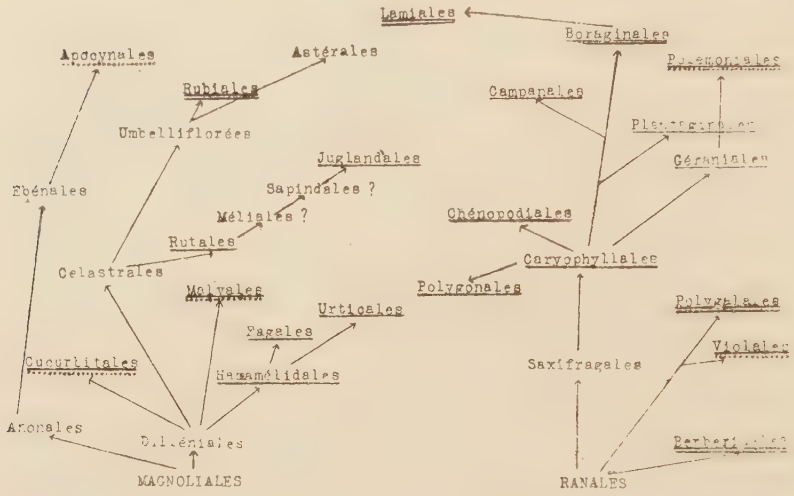


Fig. 5. — Tableau des affinités de quelques feuilles de Dicotylédones d'après HUTCHINSON

L'augmentation du nombre des sillons et des pores est un signe d'évolution. Si la présence de sillons et de pores est nécessaire pour permettre les changements de volume et l'émission du tube pollinique; l'augmentation de leur nombre est, le plus souvent, un signe d'évolution.

Chez les Gymnospermes les pollens de *Welwitchia* et de *Ephedra,* à nombreux sillons, corroborent mon hypothèse, puisque ces genres sont considérés comme évolués.

Pour les Angiospermes, consultons la classification de HUTCHINSON dont j'ai schématisé les résultats dans le tableau ci-contre, fig. 5. J'ai souligné de deux traits les familles où les grains de pollen ont un nombre de sillons germinaux supérieur à 3, et d'un trait celles où le nombre de pores germinaux est supérieur à 3. (2) Il ressort de ce tableau que les familles dont les noms sont soulignés sont précisément des familles considérées comme évoluées, ou fins de phylums, par HUTCHINSON, qui a utilisé d'autres caractères pour dresser leur tableau de parenté.

Notons que l'opinion de WODEHOUSE qui considère les pores germinaux comme des sillons raccourcis, ne se confirme pas toujours chez les Dicotylédones. En effet, si l'on ad-

2) Les grains de pollen des Dicotylédones présentent généralement trois sillons ou trois pores germinaux.

met la filiation suivante : Caryophyllacées, Boraginacées, Labiacées, on constate que l'évolution se fait des pores vers les sillons ; les Caryophyllacées ont des grains de pollen à nombreux pores germinaux ; les Boraginacées ont quatre sillons germinaux courts ; les Labiacées ont six sillons germinaux, en général, plus ou moins allongés. Il est en outre intéressant de remarquer que chez le pollen des Hêtres, des Marronniers, par exemple, un pore s'est individualisé au centre des sillons, dans ce cas les deux formations n'ont pas de rapports phylogéniques.

La présence de sillons et de pores conditionne la forme des grains. WODEHOUSE a exposé une théorie fort ingénieuse qui lui permet de déterminer géométriquement l'emplacement des sillons par les contacts des grains de pollen dans la tétrade, et leur nombre par la nécessité pour les grains de posséder une symétrie aussi parfaite que possible. Les grains à trois sillons développent chacun de ceux-ci aux points de contact des grains dans la tétrade, les grains étant disposés, en général, de telle sorte que chacun d'eux occupe un sommet d'un tétraèdre régulier. Les grains à nombre aberrant de sillons sont considérés comme ayant eu des contacts anormaux dans la tétrade.

Symétrie. — La présence de sillons et de pores conditionne la symétrie des grains, et il me paraît intéressant d'insister sur cet aspect de la question. (3).

Les grains de pollen offrent soit un axe de symétrie, soit un centre de symétrie.

Axe de symétrie : La symétrie des grains de pollen par rapport à un axe peut être d'ordre 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, d'un ordre plus grand ou bien cette symétrie peut être d'ordre infini.

La symétrie d'ordre 2 par rapport à un axe, c'est-à-dire la symétrie par rapport à deux plans médians perpendiculaires entre eux, est la plus simple que l'on puisse rencontrer, elle se trouve chez les spores de Polypodes... chez les grains de pollen des Pins, Sapins, chez les pollens monocolpés des Monocotylédones... D'une façon générale cette symétrie se rencontre dans les grains de pollen appartenant à des espèces primitives.

La symétrie d'ordre 3 est la plus fréquente, rare chez les Gymnospermes (pollens de quelques Podocarpées), elle est dominante chez les Dicotylédones. Les exemples sont innombrables ; on peut choisir parmi les grains de pollen à trois sillons, le grain de pollen de Gui, pour les grains à trois pores, ceux de Tilleul et de Salicaire. (V. Tabl. 1, fig. 1, 2, 3.)

Une symétrie d'ordre 3 peut être conditionnée par une marque triradiée : c'est un système de trois lignes égales partant d'un même point et faisant entre elles trois angles

(3) Les grains de pollen peuvent être assimilés à des solides de forme géométrique définie. S'ils ont un axe de symétrie cet axe sera d'ordre 2,3..n, si une rotation de 360°/2, 360/3 .. 360/n fait coïncider le grain avec lui-même.

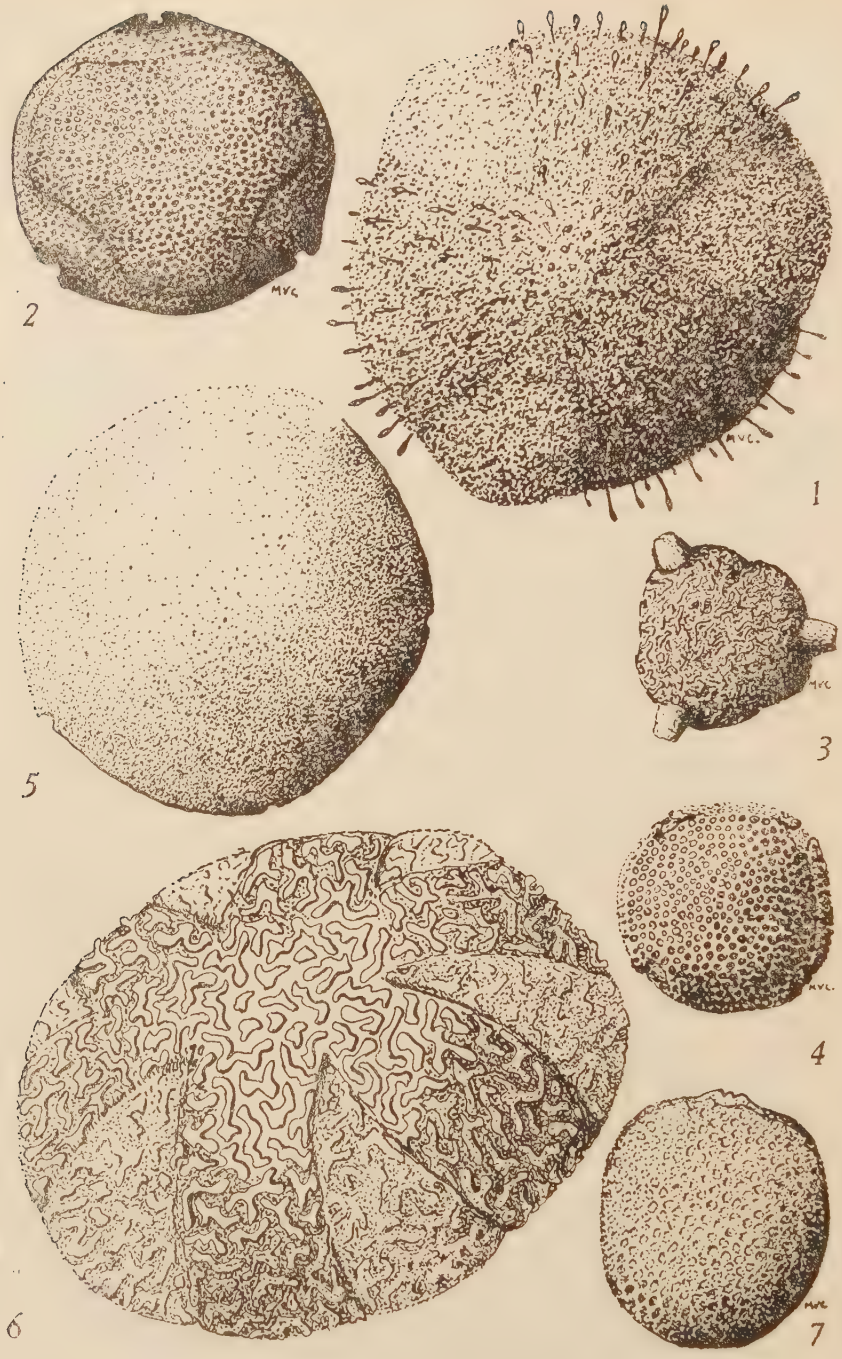


TABLEAU I

Grains de pollen de : Gui, fig. 1 ; Tilleul, fig. 2 ; Salicaire, fig. 3
Oranger, fig. 4 ; Orme, fig. 5 ; Lavande, fig. 6 ; Canne à sucre, fig. 7.

égaux ; ces marques sont portées par les spores ou les grains de pollen et se forment aux lignes de contact des grains dans la tétrade. Chez les spores de Lycopode, Sélaginelle, Osmonde... cette marque triradiée bordée de deux lèvres indique l'emplacement de la zone germinale située à la partie proximale du grain. Ce cas ne se rencontre jamais chez les Phanérogames. Une marque triradiée à peine visible est portée par les grains de pollen de quelques Abiétinées ; Wodehouse la signale chez certains Sapins ; je ne l'ai vue avec certitude que chez les grains de pollen de *Pseudotsuga* (V. Tabl. LXI, fig. 1). Des marques analogues se rencontrent chez les Ptéridospermées, chez les Cordaïtales, elles ne se trouvent que chez les familles très anciennes.

Des marques triradiées se présentent parfois à la partie distale des grains de pollen des Gymnospermes, c'est-à-dire à la partie du grain qui est située à l'extérieur dans la tétrade, ce cas est assez rare et fort intéressant à étudier, il se rencontre chez quelques Podocarpacées. Certains *Dacrydium* présentent des pollens qui, dans l'atmosphère, sont subtriangulaires et portent à leur partie distale une marque triradiée extrêmement nette. Dans les préparations, lorsque les grains sont turgescents, il est facile de constater que cette marque était due à la juxtaposition étroite de trois ballonnets (V. Tabl. LXIV, fig. 4).

Les grains de pollen des Angiospermes ne portent jamais de marques triradiées.

Pour les ordres de symétrie supérieurs à trois, je donnerai seulement quelques exemples. Pour la symétrie d'ordre 4 *Citrus aurantium* (V. Tabl. I, fig. 4), d'ordre 5, *Ulmus glabra*, (V. Tabl. I, fig. 5), d'ordre 6, *Lavandula spica* (V. Tabl. I, fig. 6), d'ordre 8, *Galium mollugo*, d'ordre 10, *Sherardia*, d'ordre 12, *Polygala*. Il serait possible de trouver d'autres ordres de symétrie, les grains à grand nombre de sillons en ont souvent un nombre variable.

Des grains de pollen ayant un axe de symétrie d'ordre infini sont nombreux dans certaines familles ; c'est le cas des grains de pollen portant un petit mamelon de la famille des Taxodiacées, des grains de pollen à un pore de la famille des Graminées, exemple *Saccharum officinarum* (V. Tabl. I, fig. 7).

Centre de symétrie : De nombreux grains de pollen sphériques ont un centre de symétrie, un très bel exemple est fourni par le grain de pollen de Cotonnier, de la famille des Malvacées (fig. 6).

L'augmentation de taille est un signe d'évolution. Un caractère de valeur phylogénique extrêmement importante est la dimension des grains de pollen. Reportons-nous à nouveau au tableau de Hutchinson fig. 5. Les grains de pollen de très grande taille se rencontrent dans les familles évoluées, ce caractère va souvent de pair avec un grand nombre de pores

germinaux. Si l'on admet la filiation suivante : Caryophyllacées, Géraniacées, Polemoniacées, on constate que dans la famille des Caryophyllacées, les grains de pollen les plus gros ont environ 55 μ de diamètre, chez les Géraniacées, ils ont environ 72 μ, et chez les Polémoniacées, 104 μ. J'ai souligné en pointillé sur le tableau quelques familles ayant de

Fig. 6. — Grain de pollen du Cotonnier × 600

gros grains de pollen; elles sont toutes des fins de phylums. G. Erdtman admet que la taille des pollens peut augmenter en même temps que le nombre des chromosomes, or ce nombre augmente dans les formes les plus évoluées.

Il est généralement admis, dans l'étude de l'évolution du règne animal, que les formes géantes représentent des fins de

phylums; nous aurons l'occasion par la suite d'appliquer cette notion, qui est une des variantes de la loi classique de croissance de taille, à certaines formes des pollens des Conifères.

Nomenclature

Pour faire la description et comparer entre elles les différentes formes de grains de pollen, leurs caractères principaux ont été désignés par un ensemble de termes, qui ne sont pas encore tous adoptés, et qui constituent une nomenclature propre à la palynologie.

La coutume exige que la description d'une espèce nouvelle soit faite en latin. Il est permis d'espérer que dans l'avenir, la description du grain de pollen sera jointe à la description des autres parties de la plante.

Le palynologue suédois ERDTMAN a tenté d'établir une nomenclature permettant de décrire un pollen au moyen de termes latins, ou tout au moins, il a fait quelques suggestions dans le but d'établir cette nomenclature. Trois articles principaux ont paru en 1945, 1946, 1947.

ERDTMAN cherche à donner la description des pollens en quelques termes indiquant :

1) Le nombre des zones germinales,
2) La taille,
3) La forme,
4) Les ornementations.

Je vais donner rapidement la terminologie employée par ERDTMAN.

1° ZONES GERMINALES (4). — WODEHOUSE et ERDTMAN emploient le terme « aperture » :

« by an aperture is understood any weak preformed part of the general surface of the spore which may be engaged in forming an opening in connexion with the normal exit of intraexinous substance... germinal furrows are termed *colpae* if they are located in the equatorial zone of a spore and extend more or less longitudinally. When spread over the entire surface of the spore are termed *rugae*. A germinal furrow confined to the distal part of the spore is termed a *sulcus* (5). The terme *porus* is applied only to non equatorial pores. Equatorially arranged pores are termed *orae* ».

(4) Pour éviter toute confusion, je donne intégralement les définitions de ERDTMAN. En voici l'essentiel :
Sillons germinaux colpés : dans la zone équatoriale et plus ou moins allongés.
Sillons germinaux rugués : développés sur toute la surface du grain.
Un « *sulcus* » est un sillon germinal à la partie distale du grain.
Un « *porus* » est un pore non équatorial.
Un « *ora* » est un pore équatorial.

(5) Le terme polysulcate employé par ERDTMAN semble s'adapter assez mal à la définition donnée du terme « *sulcus* »

2° Tailles (6). — Suivant la longueur L du grand axe du grain, les grains sont :

Pollina	*perminuta*	si L $<$ 10 µ
—	*minuta*	si L de 10 à 25 µ
—	*media*	si L de 25 à 50 µ
—	*magna*	si L de 50 à 100 µ
—	*permagna*	si L de 100 à 200 µ
—	*gigantea*	si L $>$ 200 µ

3° Formes. — Les grains de pollen qui ont un axe de symétrie sont classés suivant la valeur du rapport P/E.P étant l'axe polaire et E le diamètre équatorial, pour :

Pollina	*perprolata*	si P/E $>$ 8/4
—	*prolata*	si P/E de 8/4 à 8/6
—	*subprolata*	si P/E de 8/6 à 8/7
—	*sphaeroïdes*	si P/E de 8/7 à 7/8
—	*suboblata*	si P/E de 7/8 à 6/8
—	*oblata*	si P/E de 6/8 à 4/8
—	*peroblata*	si P/E $<$ 4/8

En représentant tous les termes proposés par des abréviations, Erdtman décrit un pollen par la réunion de 3 à 4 lettres (7).

4° Ornementation. — Je n'insisterai pas sur la nomenclature concernant les ornementations du grain, la liste des termes latins employés n'est pas du tout limitative.

La nomenclature conçue par Erdtman s'adapte parfaitement aux pollens d'Angiospermes. En ce qui concerne les Gymnospermes et les pollens fossiles, elle appelle quelques remarques qui seront formulées par la suite (voir p. 44).

V. — GENERALITES SUR LES GRAINS DE POLLEN DES PINACEES

Morphologie. — Les grains de pollen des Pinacées se divisent en :

1) Les grains de pollen à système anémochorique :

a) Les grains de pollen à ballonnets des genres : *Pinus, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Abies, Picea.*

b) Les grains de pollen sans ballonnets du genre *Tsuga.*

2) Les grains de pollen sans système anémochorique des genres : *Larix, Pseudotsuga.*

(6) En général, on appelle longueur du grain sa plus grande dimension, le plus souvent elle est mesurée sur le grand axe du grain ou sur son diamètre.

(7) Ainsi l'abréviation : 6-po-MI-O-sph. désigne la formule pollinique suivante : *pollinia hexaporata, minuta, oblato-sphaeroidea*

I. — a) *LES GRAINS DE POLLEN A BALLONNETS*

Dans la famille des Pinacées, les genres *Pinus, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Abies, Picea* et certains hybrides des *Tsuga* ont des grains de pollen à ballonnets. Ces pollens possèdent tous une enveloppe protectrice ou exine, composée de plusieurs membranes, les plus externes se soulèvent sur les côtés du grain et forment deux ballonnets. La membrane externe ou ectexine est perméable à l'air, et, dans l'atmosphère, les grains contiennent de l'air dans les ballonnets et dans la calotte. Entre les ballonnets se trouve la zone germinale qui est une partie de moindre résistance où l'exine se déchire pour laisser passer le tube pollinique. Ces différentes parties sont indiquées sur les dessins et schémas (V. Tabl. II, fig. 1 et 3, p. 32).

Exine. — Si l'on examine au microscope, à sec, un grain de pollen de *Picea Morinda*, par exemple, on constate que les deux ballonnets sont rapprochés sous la calotte et cachent la zone germinale; le grain paraît alors entièrement noir. Si l'on monte ces grains de pollen entre lame et lamelle dans la gélatine glycérinée colorée au vert de méthyle, en ayant soin de chauffer un peu, les ballonnets s'écartent, la zone germinale apparaît, elle est colorée en vert tandis que le reste du grain est recouvert de vermiculations noires, celles-ci sont dues aux bulles d'air qui restent enfermées dans la calotte et dans les ballonnets. Si la préparation est ensuite chauffée suffisamment, aucune trace noire ne subsiste et le grain apparaît entièrement clair. Il ressort de ce qui précède que l'exine de la calotte du grain est formée d'alvéoles irréguliers susceptibles de contenir des bulles d'air.

L'exine est l'ensemble des membranes qui protègent le grain de pollen; elle se compose de 3 parties. La membrane la plus externe, fine et résistante, est l'*ectexine;* elle est doublée à l'intérieur, aussi bien dans la calotte que dans les ballonnets par la *mésexine* étroitement solidaire de l'ectexine. L'ensemble ectexine-mésexine sera désigné dans la suite par le terme *ectomésexine*. La mésexine est de structure alvéolaire, les parois des alvéoles sont extrêmement fines mais leurs arêtes très visibles. L'extomésexine forme une carapace rigide autour du grain. L'*endexine*, au contraire, est très élastique, elle est la plus interne de l'ensemble des trois membranes qui forment l'exine, elle est mince et résistante, elle porte à l'emplacement de la zone germinale des ponctuations; c'est elle qui protège le contenu du grain du contact de l'air.

Calotte. — On appelle calotte la partie proximale du grain de pollen — (la partie proximale d'un grain de pollen est celle qui est tournée vers l'intérieur dans la tétrade, la partie distale est celle qui est tournée vers l'extérieur) —. Le

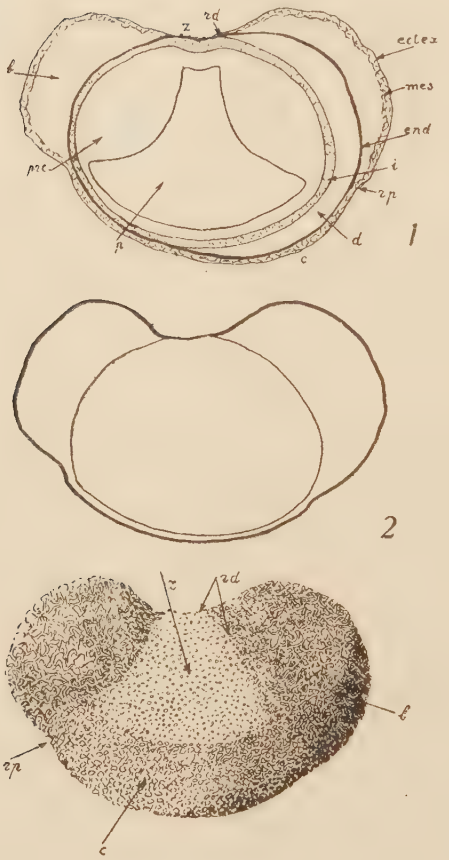


TABLEAU II

Grains de pollen de *Picea Morinda* × 400

1. Coupe optique d'un grain de pollen vu de profil.
b., ballonnets ; *c.*, calotte ; *d.*, décollement ; *ectex.*, ectexine ; *end.* endexine ; *i.*, intine; *mes.*, mésexine ; *p.* corps polinique ; *prc*, protoplasme clair ; *rd.*, racine distale du ballonnet; *rp.*, racine proximale; *z.*, zone germinale.

2. Schéma du même grain vu de profil ne montrant que l'ectomésexine et l'endexine. Les grains schématisés dans la suite le seront suivant le même principe.

3. Dessin du même grain montrant les ornementations de l'exine.

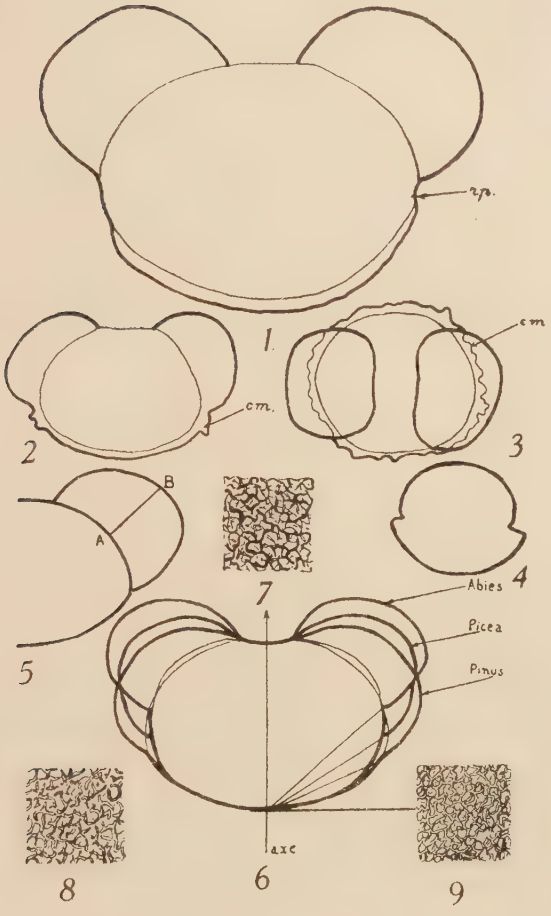


TABLEAU III

Grains × 400

1 Pollen de *Abies pectinata* montrant *rp* = 0.

2-3 Pollens de *Pinus contorta* montrant la crête marginale *cm*. 2, vue de profil, 3, vue distale.

4 Vue en bout d'un pollen de *Pinus sp.*

5 AB = épaisseur du ballonnet.

6 Trois grains types des genres *Abies*, *Picea*, *Pinus*, vus de profil, réduits aux mêmes dimensions et superposés.

7 Exine à structure irrégulière du type 3.

8 Réseau à mailles non fermées du type 2.

9 Réseau à mailles fermées du type 1.

terme de calotte se justifie si on le prend uniquement dans son sens géométrique. Les ornementations de la calotte sont plus fines que celles des ballonnets, mais elles sont absolument de même nature.

La calotte est plus ou moins épaisse suivant les genres, dans certains cas le bord de la calotte, c'est-à-dire la partie qui borde la zone germinale et forme la racine proximale des ballonnets, est épaisse et boursoufflée, elle présente, sur les grains vus de profil ou de face, l'aspect schématisé sur les figures 2 et 3 du tableau III. Ce bourrelet a reçu le nom de *crête marginale*. WODEHOUSE la définit ainsi :

« At the margin of the grain, where the dorsal surface merges with ventral or into the bladders, there is often developed a slight ridge or frill-like projection, and there is much variation in the appearance and extent to which this marginal ridge is developed in the different species ».

Cette notion de crête marginale n'a d'intérêt que dans le genre Pin et dans le genre *Tsuga*, peut-être aussi dans le genre *Larix*.

Je voudrais attirer l'attention sur une interprétation erronée de cette crête marginale. M^lle^ G. DUBOIS (1938) écrit en effet :

« Entre les deux sacs, à la partie inférieure, l'exine est en quelque sorte étirée et remontée vers la partie supérieure du grain en un repli ou crête marginale ».

Cette description a probablement été faite à partir de vues en bout des grains de pollen. Dans les préparations, les grains vus ainsi se trouvent déformés par la pression qu'ils subissent sur chaque ballonnet, cette pression a tendance à les plier en deux autour de l'axe de la zone germinale, ce qui fait saillir les deux extrémités de celle-ci. Pour s'en rendre compte il suffit de comparer le n° 4, Tabl. III, représentant un grain de pollen de *Pinus Banksiana*, et la fig. 7 vue en bout du même pollen, mais non déformé.

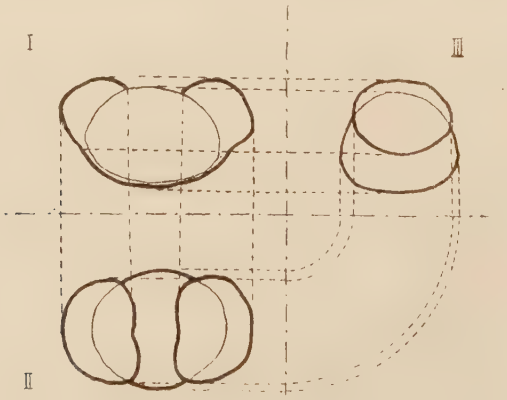


Fig. 7. — Croquis côté d'un pollen de *Pinus sp.*

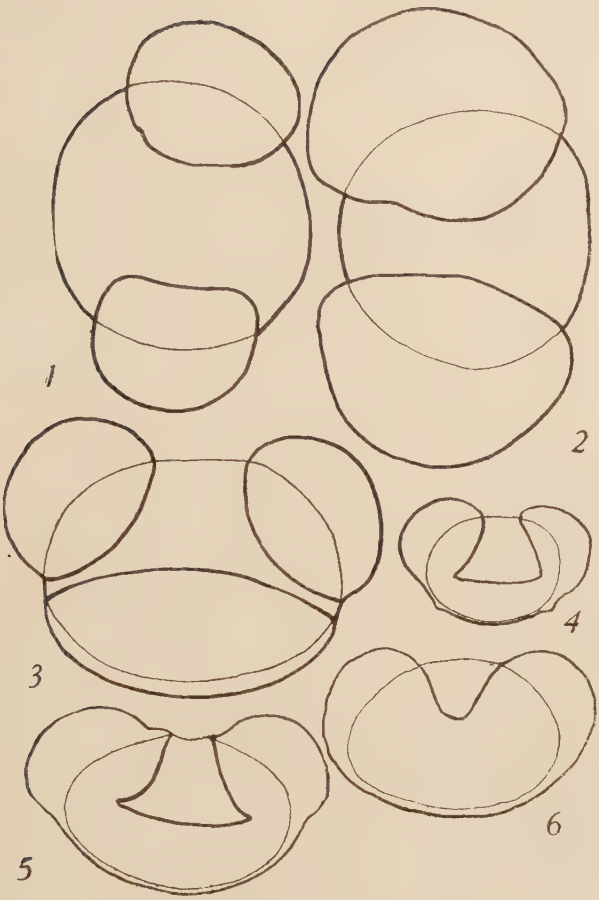


TABLEAU IV

Grains × 400

1 Pollen d'*Abies Grandis*. 2 Pollen *d'Abies Pindrow*.
3 Profil d'un pollen d'*Abies cephalonica*.
4 Profil d'un pollen de *Pinus Banksiana*.
5 Profil d'un pollen de *Picea rubra*.
6 Profil d'un pollen de *Cedrus libani*.

Dans de nombreux cas, le bord de la calotte diminue insensiblement d'épaisseur jusqu'à se confondre avec la zone germinale.

La plupart des espèces du genre *Abies* et quelques espèces du genre *Picea* offrent une particularité remarquable, l'épaisseur de la calotte devient nulle à la racine proximale des ballonnets. (V. Tabl. III, fig. 1.)

Ballonnets. — Les ballonnets (1) sont d'une importance primordiale dans l'étude des grains de pollen des Pinacées. Les variations considérables de leurs caractères sont des éléments de premier ordre pour entreprendre la détermination des grains. On examinera successivement le volume des ballonnets, leur forme, leur position, leurs ornementations.

Volume. — Le volume des ballonnets par rapport au volume du corps du grain est extrêmement variable à l'intérieur du même genre ; j'en donnerai deux exemples pris dans le genre *Abies*, les figures 1, 2, Tabl. IV, montrent les grands ballonnets d'*Abies Pindrow* et les petits ballonnets d'*Abies grandis*.

Pour donner à la notion de volume d'un ballonnet sa pleine signification, il aurait fallu étudier les grains à l'état non turgescent, tels qu'ils se présentent dans l'atmosphère. Or les grains, à l'état sec, sont d'une observation très difficile, l'exine est remplie d'air, ils se présentent donc en noir sur les préparations, et leur profil seul peut être dessiné.

Epaisseurs. — Sur les grains turgescents, l'étude du volume des ballonnets peut être remplacée par celle d'un caractère dépendant à la fois du volume et de la forme du ballonnet, c'est-à-dire l'épaisseur. L'épaisseur d'un ballonnet est la distance des deux plans parallèles, tangents, l'un au corps du grain, l'autre au ballonnet, et perpendiculaires au plan de symétrie du ballonnet. Cette notion de plan de symétrie peut être considérée parfois comme fallacieuse, attendu que les ballonnets n'ent ont pas toujours un.

Toutefois dans les mesures, l'épaisseur du ballonnet est suffisamment bien définie si on la confond avec le segment qui joint le centre B de la courbe dessinée par le ballonnet en coupe optique, au centre A de la courbe limitée sur le corps du grain par le ballonnet (V. Tabl. III, fig. 5). Les épaisseurs des ballonnets seront comparées entre elles sur des grains vus de profil.

L'épaisseur des ballonnets, à peu près constante dans les espèces pures, est très variable chez les hybrides où elle peut fréquemment devenir presque nulle.

Forme. — La forme des ballonnets semble être un caractère très intéressant, en effet, elle est à peu près constante

(1) Les caractères des ballonnets sont tous donnés sur des grains étudiés à l'état turgescent

dans chaque genre, sauf dans le genre Pin ; elle varie très sensiblement d'un genre à l'autre.

Dans le genre *Pinus*, la forme des ballonnets varie du demi-ellipsoïde allongé à la demi-sphère aux trois-quarts d'une sphère. Dans les genres *Abies*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, les ballonnets ont très généralement la forme de 3/4 de sphère. Les racines distales (2) des ballonnets sont alors nettement marquées, et l'angle que forme la partie distale du ballonnet et la zone germinale varie de 90° à 120° ou 130° (V. Tabl. IV, fig. 3, 4, 5, 6). Dans le genre *Picea* les ballonnets semblent le plus souvent une boursoufflure de l'exine qui embrasserait la forme du grain ; ils sont remarquables par leur partie distale qui forme avec la zone germinale un angle très obtus, presque plat. Dans le genre *Cedrus* les ballonnets ont un caractère très particulier, ils n'offrent aucune solution de continuité avec la calotte; ces ballonnets caractéristiques des genres *Cedrus* et *Picea* seront dits emboîtants (V. Tabl. IV, fig. 6).

Position. — La position des ballonnets, c'est-à-dire leur emplacement sur le corps du grain, varie d'un genre à l'autre. Ce qu'il importe en fait de connaître, c'est la position de la racine proximale du ballonnet par rapport au centre de la calotte. Cette donnée permettra d'apprécier la surface de la calotte par rapport à la surface totale du grain. On ne peut donner des mesures de telle ou telle dimension car elles n'auraient qu'une valeur absolue et ne seraient pas comparables d'un genre à l'autre. Il me semble donc que la position de la racine proximale du ballonnet par rapport au centre de la calotte sera utilement appréciée par l'angle que forme, sur une vue de profil du grain, la tangente au grain au centre de la partie proximale avec la droite qui joint le centre de la calotte à la racine proximale du ballonnet; lorsque celle-ci est marquée par une crête, nous conviendrons que la racine proximale est située au sommet de cette crête (V. Tabl. III, fig. 6. Dans cette figure, les schémas de 3 grains de pollen, ramenés aux mêmes dimensions du corps du grain, ont été sumenés aux mêmes dimensions du corps du grain, ont été superposés, ils représentent, l'un un pollen type d'*Abies*, l'autre de *Picea*, et le troisième de *Pinus*. Il est facile sur ce dessin de comparer les positions des ballonnets).

Ornementations. — L'exine des Abiétinées à ballonnets a une structure alvéolaire qui lui est donnée par les petits éléments de mésexine en forme de bâtonnets qui s'entrecroisent. En surface ces bâtonnets sont : 1) en petits éléments disposés dans des sens variables dans l'épaisseur de l'ectomésexine et plus ou moins anastomosés; 2) ils peuvent former un réeau irrégulier à la surface du ballonnet; 3) ces bâtonnets

(2) Les racines des ballonnets sont les lignes de contact du ballonnet avec le grain ; la ligne de contact avec la zone germinale est la racine distale ; la ligne de contact avec la calotte est la racine proximale.

s'anastomosent parfaitement entre eux et le grain est couvert d'un réseau régulier (V. Tabl. III, fig. 7 à 9).

Avec un grossissement convenable il est possible d'apercevoir, à l'intérieur des grandes mailles du réseau superficiel, un réseau à mailles plus fines; ces mailles d'aspect et de dimensions variables figurent dans la plupart des cas les arêtes des alvéoles de la mésexine. Toutefois dans certains cas, le réseau interne est trop régulièrement dessiné pour qu'il soit dû à un arrangement quelconque des éléments de la mésexine, on doit donc admettre que les petites mailles du réseau interne sont des polygones dessinés par les éléments de la mésexine. Dans ce cas la partie interne de la mésexine forme un réseau bien défini, l'ectomésexine restant de structure alvéolaire. HORMANN a pu baser certaines déterminations de grains sur la structure de l'exine des ballonnets, cette méthode offre des avantages certains lorsque l'on est en présence d'un très petit nombre d'espèces.

Zone germinale. — La zone germinale est limitée par les racines distales des ballonnets et par le bord de la calotte; elle est protégée par l'endexine qui porte *toujours* sur l'emplacement de la zone germinale des Pinacées à ballonnets, comme d'ailleurs chez les Tsugas, de petites granulations ou pustules de même origine que l'ectomésexine.

Pour livrer passage au tube pollinique, la zone germinale fend dans le sens de la longueur, mais à un emplacement imprécisé. Dans les grains non turgescents la zone germinale est en quelque sorte pliée en deux. Certains auteurs, dont WODEHOUSE, ont conservé le terme de sillon pour distinguer la partie du grain comprise entre les deux ballonnets. J'emploie l'expression zone germinale qui me paraît plus exacte pour désigner un emplacement où se produit, à un endroit imprécisé, la fente qui donnera passage au tube pollinique; le terme sillon semblant indiquer que la fente germinale se produit toujours dans son axe.

Corps du grain. — Le corps du grain de pollen est le volume limité par l'endexine; il est de forme variable, il peut être subsphérique ou avoir la forme d'un ellipsoïde tantôt aplati, tantôt allongé. L'ellipsoïde aplati est engendré par la rotation d'une ellipse autour de son petit axe; l'ellipsoïde allongé par la rotation d'une ellipse autour de son grand axe. Si le corps du pollen dessine un cercle lorsque le grain est examiné, en coupe optique, de profil et en vue distale, on conclura qu'il est *subsphérique*; s'il se présente suivant un cercle en vue distale et une ellipse vu de profil, on conclura que le corps du grain a la forme d'un *ellipsoïde aplati*; enfin, s'il se présente suivant une ellipse vu de profil et en vue distale on dira qu'il a la forme d'un *ellipsoïde allongé* (3).

(3) Il n'a pas été tenu compte des vues en bout, celles-ci étant presque toujours déformées par l'écrasement des grains.

J'éprouve toujours des scrupules à donner des indications de forme puisque je ne peux étudier que des formes modifiées par les différents états de turgescence des grains. Toutefois les pollens étant tous étudiés dans les mêmes conditions, les comparaisons de formes semblent légitimes.

Changements de forme des grains de pollen — Les grains de pollen des Angiospermes ont, à quelques légères différences près, une forme analogue que le grain soit observé dans l'atmosphère ou sur une préparation. Chez les Conifères et en particulier chez les Abiétinées, la forme des grains de pollen se modifie d'une façon considérable lorsque le grain de pollen passe de l'atmosphère dans la chambre pollinique ou sur une préparation. En effet, les grains de pollen à deux ballonnets maintiennent ceux-ci accolés entre eux dans l'atmosphère (V. Tabl. V, fig. 1, 4). Au contraire, lorsqu'ils sont turgescents, les ballonnets sont divariqués, le corps du grain gonfle et devient subsphérique (V. Tabl. V, fig. 2, 3).

Dans le cas des grains de pollen des Conifères sans ballonnets, les différents aspects présentés par des grains de pollen non turgescents sont si variés que j'ai cru devoir attirer l'attention sur les formes diverses qui peuvent être rencontrées.

J'étudie ici les grains de pollen de *Cryptomeria japonica*, mais des exemples analogues peuvent être trouvés chez les Taxodiacées, les Cupressacées, les Cephalotaxacées, les Taxacées, les Pinacées dans les genres *Larix* et *Pseudotsuga*. Ces grains présentent dans une même préparation un aspect très variable. Normalement les grains de *Cryptomeria japonica*, sphériques à l'état turgescent, invaginent dans l'atmosphère leur partie distale, qui porte une légère protubérance, dans leur partie proximale (V. Tabl. V, fig. 8, N° 2).

A côté de ces pollens d'aspect normal, il existe des grains plissés et certains méritent d'être décrits.

1) Les pollens portent un pli (V. Tabl. V, fig. 8, N°s 3, 4, 5), ils donnent alors l'illusion d'être monocolpés comme de nombreux pollens de Monocotylédones (p. 29, note 1) ;

2) Les grains de pollen peuvent porter deux plis donnant l'illusion de deux sillons (V. Tabl. V, fig. 8, N°s 6, 7) ;

3) Enfin, et c'est un cas très fréquent, les pollens portent un système de trois plis égaux partant d'un même point et faisant des angles égaux.

Le dispositif indiqué, Tabl. V, fig. 8, N° 8, est considéré comme très primitif, en effet, certaines spores de fougères ont trois fentes germinales dont l'aspect est analogue.

Lorsque les trois plis se présentent comme il est indiqué Tabl. V, fig. 8, N° 9, ils peuvent être confondus avec une marque triradiée. Une telle marque est portée par les pollens de

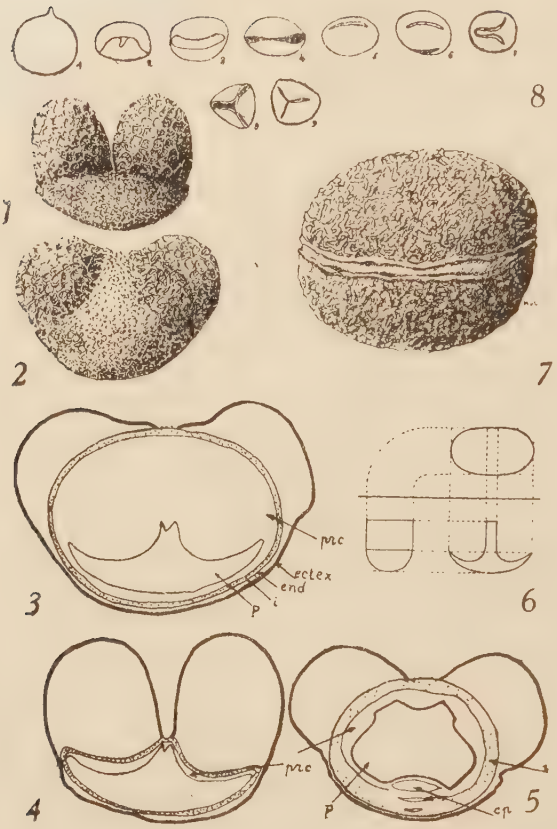


TABLEAU V

1 Pollen de *Picea sp. sec.*; 2 le même turgescent.

3 Coupe optique d'un pollen de *Picea complanata* turgescent.

4 Le même sec.

5 Coupe optique d'un pollen de *Pinus Thumbergii*, *cp.* cellules prothalliennes dégénérescentes.

6 Croquis côté du corps pollinique d'un pollen de Picea.

7 Pollen de *Cocos nucifera*.

8 Pollens turgescent et secs de *Cryptomeria japonica*.

Note. — Pour les abréviations voir page 32, tableau II.

certaines Pteridospermées, Cordaïtales, Pinacées,... elle indique les lignes de contact des grains dans la tétrade et ne se trouve que dans les familles primitives.

L'étude des formes d'un petit nombre de grains de pollen non turgescents peut donc conduire à des interprétations erronées lorsqu'il n'est pas possible d'étudier conjointement des grains de pollen turgescents. Il est intéressant de noter que ce cas est presque toujours celui des grains de pollen fossiles. Les déterminations de certains grains de pollen fossiles sont très délicates, et, lorsqu'elles sont basées sur le nombre et la forme des zones germinales, elles sont le plus souvent entachées d'erreurs. J'ai tiré l'attention sur cette question (1947 d).

Contenu du grain. — Il peut sembler que l'étude du contenu du grain ne trouve pas sa place dans une étude morphologique des pollens. Les grains de pollen sont très petits, transparents, et leur examen microscopique révèle toujours quelques parties du contenu qu'il me semble intéressant d'indiquer.

Le contenu des grains de pollen des Pinacées (4) comprend toujours les trois parties suivantes : l'intine, le protoplasme clair et le corps pollinique.

Intine. — L'intine est une membrane cellulosique, simple ou composée, qui enveloppe le contenu du grain, elle est adhérente à l'endexine; c'est elle qui forme le tube pollinique au moment où la zone germinale se fend; elle a donc surtout un rôle protecteur.

Corps pollinique = Corps P (5). — Le contenu du grain qui n'a pas de rôle protecteur, comme l'intine, ni un rôle mécanique comme le protoplasme clair, a une forme bien définie dans chaque genre, cette forme ne varie pas, que le grain soit sec ou turgescent.

Le corps P comprend la partie sexuellement active du grain; à son pôle proximal se joignent parfois plusieurs cellules dégénérescentes, dites cellules prothalliennes (V. Tabl. V, fig. 5.) Elles ne nous intéressent pas ici.

Ce corps P est particulièrement remarquable chez les Epicéas; si ses proportions varient d'une espèce à l'autre, sa forme peut toujours être interprétée par le schéma que j'en ai donné, Tabl. V, fig. 6. Il est évident que ce corps n'a pas une forme rigoureusement géométrique; une idée approximative pourrait en être suggérée par un panier, qui, au lieu

(4) D'une façon générale, je décrirai tout ce qui est visible sur une coupe optique dans mes conditions d'observation.

(5) Ce terme désigne la cellule que certains appellent : *cellule antheriviale*, d'autres : *cellule germinale*. C'est elle qui donnera les spermatozoïdes à sa deuxième division.

de posséder une anse, aurait à sa place une cloison épaisse. Cette forme peut paraître étrange au premier abord, elle trouvera son explication dans le mécanisme de dessication et de turgescence du grain.

Protoplasme clair. — J'ai appelé ainsi toute la partie du contenu du grain qui a uniquement un rôle mécanique ; (6) en effet, lorsque le grain de pollen est dans l'atmosphère le volume occupé par ce protoplasme est négligeable, au contraire, quand le grain est turgescent son volume est considérable.

C'est au protoplasme clair que sont dûs les changements de forme des pollens des Pinacées, son rôle est donc essentiellement mécanique. En effet, lorsqu'un grain de pollen de *Picea complanata*, par exemple, est sec, il est contracté, le corps P mis à part, son contenu est presque réduit à rien, l'endexine et l'intine sont venues se mouler contre les deux cavités latérales du corps P, comme l'indique la fig. 4, Tabl. V. L'endexine recouvrant la zone germinale s'est creusée en un sillon de telle sorte que les racines distales des ballonnets se touchent presque.

Lorsque le grain est amené naturellement, ou artificiellement, dans un milieu humide, le protoplasme clair qui est très hygroscopique se gonfle d'une façon considérable, il fait alors pression sur l'intine et sur l'endexine qui prennent la forme subsphérique (V. Tabl. V, fig. 5). Il semble que l'endexine réagisse plus vite à l'humidité que l'intine et qu'elle atteigne la première la forme subsphérique. L'ectexine et la mésexine restent entièrement passives dans ce changement de forme du grain.

Le protoplasme clair contient souvent des vacuoles.

I. — b) *GRAINS DE POLLEN DU TYPE TSUGA*

Les grains de pollen des *Tsuga* ont un système anémochorique comprenant une calotte et un bourrelet entourant une zone circulaire. Chez certaines espèces ce bourrelet prend une grande importance et devient un sac à air annulaire. (V. Tabl. LVI.)

L'ectexine est soutenue par des éléments de mésexine en forme d'arceaux.

La zone germinale est formée d'une exine semblable à celle qui recouvre la zone germinale des pollens à ballonnets ; cette zone se fend très souvent à l'endroit de jonction avec la calotte, ce qui l'a fait parfois assimiler à un operculum.

(6) J'ai désigné cette partie du grain sous le vocable de protoplasme clair parce qu'elle est toujours extrêmement transparente. Elle est désignée par les auteurs de façon très variable. Nous pouvons l'appeler : *cellule végétative* ; c'est elle qui, par son gonflement, donnera le tube pollinique. Son noyau n'a pas d'intérêt ici et je n'en parle pas. Il n'y a pas d'utilité ici à chercher des rapports avec les prothalles de Ptéridophytes, ni avec les archégones des Phanérogames.

II. — *GRAINS DE POLLEN DU TYPE LARIX*

Les genres *Larix* et *Pseudotsuga* possèdent des grains de pollen sphériques à l'état turgescent. Dans l'atmosphère, ces grains présentent leur partie distale invaginée dans la partie proximale. L'exine s'est simplifiée, elle est formée de l'endexine qui porte de petites granulations d'ectomésexine. (V. Tabl. LIX et LXI.)

Dans le genre *Larix*, la partie distale du grain est marquée par un fin bourrelet ; dans le genre *Pseudotsuga*, par une marque triradiée. Dans ces genres, les différences entre les espèces sont très peu sensibles.

∴

NOMENCLATURE

La vue d'ensemble ainsi acquise pour les grains de pollen des Abiétinées permet de discuter la nomenclature proposée par ERDTMANN pour son application aux Gymnospermes.

Nous avons vu que chez les Gymnospermes la zone germinale est située à la partie distale du grain de pollen, que les pollens changent de forme suivant qu'ils sont dans l'atmosphère ou turgescents, en invaginant leur partie distale à l'intérieur du grain ; si les grains sont sphériques l'invagination se fait suivant un cercle, s'ils ont des ballonnets ou s'ils sont ellipsoïdaux, l'invagination se fait dans une direction déterminée.

L'invagination qui se produit sur un pollen en forme d'ellipsoïde de *Cryptomeria* sera désignée dans la nomenclature d'ERDTMANN par le vocable de « *sulcus* », de même que l'invagination de la zone germinale d'un pollen de *Pinus ;* dans cette nomenclature sera aussi désignée par le terme *sulcus,* le sillon germinal distal, lisse et bordé de deux lèvres d'un pollen à exine ornée de Monocotyledones, celui de *Cocos nuccifera,* par exemple (V. Tabl. V, fig. 7.)

Le sillon germinal du pollen de *Cocos nucifera* est bien individualisé, il a une valeur phylogénique indiscutable, il se transmet et se modifie d'espèces en espèces, tandis que la zone germinale d'un pollen de *Cryptomeria* ou d'un pollen de Bennettitales, par exemple, est, sur un pollen non turgescent, une invagination sans limite déterminée ; l'exine qui la forme ne diffère pas de l'exine d'une autre partie du grain, sa destination principale est de permettre des changements importants du volume du grain ; alors que la destination première du sillon du pollen de *Cocos nuccifera* est de permettre l'émission du tube pollinique.

Nous sommes donc ici en présence de deux structures de destinations différentes, il semble que les désigner de la même façon puisse amener des confusions regrettables. Dans le présent travail, j'emploierai l'expression *zone germinale* (Z).

Il est permis de penser que, d'une façon générale, la codification définitive d'une nomenclature devrait, logiquement, suivre les études phylogéniques au lieu de les précéder.

Les grains de pollen d'hybrides ont des aspects très variés, la forme de leur zone germinale en même temps que leur système anémochorique peuvent se modifier, il est donc impossible de leur appliquer une nomenclature rigide.

Il semble également très délicat d'adopter pour les grains de pollen fossiles de nombreuses gymnospermes une nomenclature précise. Nous avons vu, en effet, qu'un grain non turgescent de *Cryptomeria japonica* pouvait prendre des formes extrêmement différentes. Il est donc à craindre que, dans la classification des pollens fossiles, des grains d'une même espèce soient attribués à des groupes nettement différents.

Je donnerai pour chaque grain, la taille (T), la forme du corps du grain (fcg), je décrirai la calotte (C) et les ballonnets (B), pour ceux-ci j'attirerai spécialement l'attention sur : les réticulations de l'exine (ex), leur forme (forme), et la surface du ballonnet par rapport à la surface du corps du grain en vue distale (b/c), la racine proximale (rp).

Taille. — L'étude de la taille *exacte* des grains n'a pas beaucoup retenu mon attention pour la raison suivante : les grains de pollen que j'ai eu l'occasion d'examiner étaient de provenances très diverses, secs ou frais, dans ces conditions leur taille variait dans certaines limites. J'ai donc seulement indiqué en µ pour chaque grain la mesure moyenne.

Forme du grain. — Pour comparer les grains entre eux, la forme du corps du grain a une grande importance. J'ai comparé ces formes à des ellipsoïdes ; chez les Pinacées, comme chez les Conifères en général, les formes sont assez variables, il n'est donc pas possible d'employer une terminologie très précise, et je n'utiliserai que les termes, *subsphérique* si le corps du grain est à peu près sphérique, *ellipsoïde allongé* si le corps du grain dessine une ellipse en vue distale et en vue de profil, en réalité le corps du grain n'a pas tout à fait la forme d'un ellipsoïde au sens géométrique du terme ; *ellipsoïde aplati*, si l'axe polaire du grain est le petit axe de l'ellipsoïde. Dans certains cas les adjectifs seront nuancés par l'adjonction de l'adverbe légèrement.

Calotte. — L'ectomésexine de la calotte forme des *réticulations* ou des *boursoufflures*.

Une nomenclature qui s'appliquerait à tous les genres des Pinacées ne pourrait être suffisamment nuancée pour exprimer les variations d'épaisseur de la calotte à l'intérieur d'un genre, qu'en multipliant les qualificatifs, ce qui n'est pas souhaitable.

Les calottes des pollens du genre *Pinus* ont une épaisseur assez variable, mais elles seront minces par rapport aux calottes des autres pollens à ballonnets de la famille des Pina-

cées ; leur épaisseur sera exprimée par le terme épais, seul, ou précédé des adverbes : très, assez, peu, très peu. J'ai employé ces termes plutôt que de donner l'épaisseur en μ, celle-ci ne pouvant être mesurée que d'une façon assez imprécise, étant donné les réticulations ou les boursoufflures de l'exine. Il est bien entendu que ces termes n'ont pas en eux-mêmes une grande valeur descriptive et ne dispensent pas de se reporter constamment aux dessins.

Ballonnets. — *Exine.* — L'exine des ballonnets est du type 3, c'est-à-dire à structure irrégulière ; du type 2, le réseau de surface est irrégulier, à mailles ouvertes ou fermées ; du type I, le réseau de surface est à mailles fermées.

Les mailles seront : larges, moyennes, assez petites et petites. Pour apprécier ces qualificatifs, il suffira de se reporter aux dessins.

Forme. — Les ballonnets sont : *globuleux,* en forme *d'ellipsoïdes allongés* ou *emboîtants.*

Volume. — Il est important en phylogénie d'apprécier la grandeur du système anémochorique par rapport à celle du corps du grain. Pour celà, il a paru suffisant de comparer sur des vues distales les surfaces respectives des ballonnets et du corps du grain. Ce qui amène à considérer la valeur approximative du rapport b/c, b représentant la surface du ballonnet et c la surface du grain en vue distale. Suivant que les ballonnets seront inférieurs à la moitié de la surface du corps du grain, ou supérieurs, ou de surface à peu près égale, ou supérieure à celle du corps du grain, on aura :

$$b/c \leqslant 1/2, \qquad b/c \geqslant 1/2, \qquad b/c \leqslant 1$$

Racine proximale. — La racine proximale des ballonnets est soulignée dans quelques genres par un bourrelet qui est : marqué, très marqué, peu marqué ou très peu marqué.

Je n'ai pas fait la description de la zone germinale de chaque espèce à l'intérieur des genres, son ornementation et sa forme sont constantes pour les espèces d'un même genre.

De même, je n'ai pas décrit la crête marginale de chaque espèce, sa forme et son épaisseur sont conditionnées par la forme du bourrelet de la racine proximale et par l'épaisseur de la calotte.

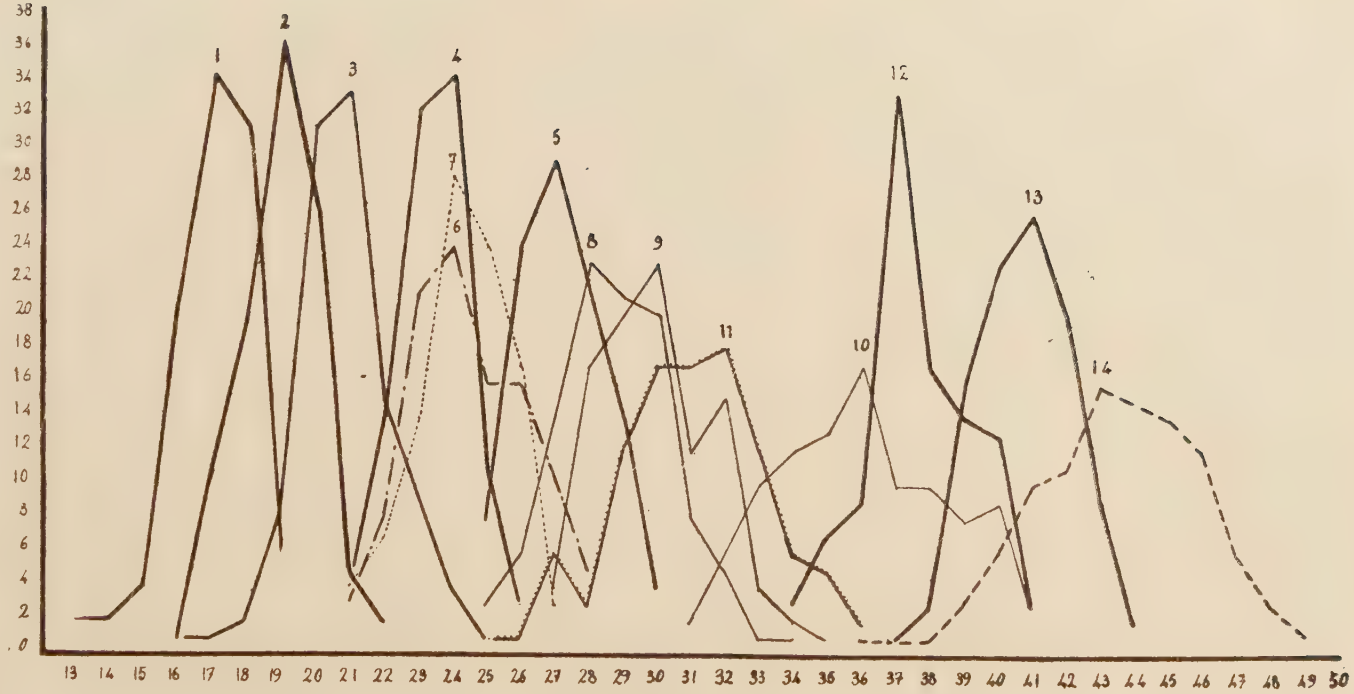


TABLEAU VI

Courbes de : 1. *Pinus Banksiana* ; 2. *P. densiflora* ; 3. *P. Holfordiana* ; 4. *P.Coulteri* ; 5. *P. maritima* ; 6. *Cedrus Libani* ; 7. *Tsuga canadensis* ; 8.*Picea Watsoniana* ; 9. *Omorica* ; 10. *P. Mornda* ; 11. *Larix europaea* ; 12. *Abies Pinsapo* ; 13. *A. sp.* ; 14. *Pseudotsuga Douglasii*.

VI. — SENS D'EVOLUTION DES CARACTERES

Au cours de la description des différentes parties des grains de pollen, j'ai souligné les caractères morphologiques particulièrement variables dans les genres, je vais maintenant exposer les raisons qui m'ont guidée pour le choix du sens d'évolution des différents caractères des grains de pollen.

Taille

J'ai insisté dans un chapitre précédent sur le caractère *taille* qui me paraissait très important dans l'étude phylogénique du grain de pollen.

Chez les Angiospermes les grains de pollen de grande taille appartiennent à des espèces occupant des places de fin de phylum dans les classifications naturelles.

Chez les Gymnospermes également l'*augmentation de taille des grains de pollen est le sens de l'évolution.*

Les variations de taille des pollens ont une grande valeur pour l'étude des différents genres de la famille des Abiétinées.

A l'intérieur des genres, ce caractère doit être utilisé avec précaution. En effet, des perturbations des phénomènes internes se produisent au moment des divisions cellulaires et font varier la taille des grains. La formation de polyploïdes, d'hybrides se manifeste par le gigantisme d'un grand nombre de grains de pollen.

D'autre part, les pollens de certains Sapins et Pins méditerranéens sont de grande taille sans que cela paraisse lié à leur position systématique ; Vaviloff avait déjà noté une augmentation de taille de certains organes floraux dans le Bassin Méditerranéen.

Les courbes qui représentent les variations du diamètre des grains de quelques espèces de différents genres se présentent sur le graphique, Tabl. VI, dans une succession très intéressante à étudier. J'ai représenté sur le tableau quelques courbes correspondant à des grains de pollens de Pins, Sapins, Epicéas, et une courbe pour chacune des espèces suivantes : *Cedrus Libani, Tsuga canadensis, Larix europea* et *Pseudotsuga Douglasii.* En se déplaçant sur l'axe des abscisses dans le sens des dimensions croissantes, on rencontre d'abord les courbes correspondant au genre *Pinus,* puis celles correspondant au genre *Abies.* La courbe de *Pseudotsuga Douglasii* se trouve à l'extrême droite du graphique ; celle de *Larix europaea* dans la zone des courbes correspondant au genre *Picea,* puis, dans la zone des *Pinus,* à gauche des courbes correspondant aux espèces du genre *Picea,* les courbes de *Tsuga canadensis* et *Cedrus Libani.* La lecture du graphique confirme les opinions de F. Flous sur la phylyogénie des Abiétinées en donnant le genre *Pinus* comme le plus primitif, le genre *Pseudotsuga* comme le plus évolué.

Si nous connaissions les ancêtres directs des Pinacées

et les dimensions de leurs grains de pollen, nous aurions le moyen de vérifier notre hypothèse, mais les données de paléobotanique sur ces questions qui nous intéressent sont très fragmentaires.

Les dimensions des grains de pollen fossiles se comparent difficilement avec les dimensions des grains frais actuels, et je ne pense pas qu'il faille accorder trop d'attention aux mesures qui ont été publiées pour des pollens fossiles récents ; d'ailleurs le tableau que donne Mlle G. DUBOIS à la page 13 de son article (1938) n'est pas en contradiction avec mon hypothèse.

R. FLORIN, dans un article (1936) très important sur les Cordaïtales cite un travail de HALLE (1933) donnant une liste des tailles d'un certain nombre de grains de pollen paléozoïques. Il ressort des comparaisons avec les grains de Conifères actuels, que les formes paléozoïques, les Cordaïtales comprises, avaient des grains de pollen plus grands que ceux des Cycadées récentes, des Ginkgos et de la plupart des Conifères. Ces faits étant admis, il n'y a aucune raison d'en déduire que les grains de pollen des ancêtres des Pins étaient plus gros que les grains de pollen des Pins actuels.

En effet, il n'est pas logique de comparer les pollens des Cordaïtales, par exemple, qui ont un sac à air volumineux avec des pollens de Cycadées et de Ginkgoales récentes qui n'en ont pas.

Les grandes dimensions des grains de pollen des Cordaïtales sont dues à l'épaisseur des sacs à air. FLORIN donne comme dimensions de l'*axe longitudinal de la cavité cellulaire* 50 μ, la dimension qui correspond à cette longueur chez les grains de pollen à ballonnets est le *diamètre du corps du grain,* or ce diamètre mesure 54 μ pour le pollen de *Pinus Banksiana,* cette espèce est parmi celles qui ont les pollens les plus petits du genre Pin et de toutes les Pinacées. Remarquons d'ailleurs que dans la famille des Pinacées, le diamètre du corps du grain varie de 50 à 150 μ environ ; nous pouvons donc en déduire que dans le groupe des Cordaïtales, les variations du diamètre du corps du grain devaient être encore plus considérables ; il serait étonnant que les grains mesurés par FLORIN et ayant 50 μ de diamètre fussent justement les plus petits du groupe.

En résumé, il me semble avoir levé l'objection principale qui était faite au choix de l'augmentation de taille comme sens de l'évolution : les Cordaïtales ont un énorme sac à air, mais leur cavité cellulaire, qui est comparable par son emplacement au corps des pollens à ballonnets, a des dimensions inférieures à celle du corps des pollens les plus petits des Pinacées.

J'ai cédé ici à l'habitude courante de comparer les grains de pollen des Pinacées à ceux des Cordaïtales, il ne faut pas oublier toutefois qu'une réduction du sac à air avait déjà eu lieu chez certaines Conifères du Permien supérieur. De plus le gamétophyte mâle des Cordaïtales présente avec le gamétophyte mâle des Pinacées actuelles plusieurs différences,

dont celle, fondamentale, de posséder à l'intérieur de l'intime une couche de cellules pourvues de cloisons distinctes.

Ballonnets

Le choix du sens d'évolution pour un caractère entraîne souvent un sens d'évolution défini pour les autres caractères. En effet, si l'espèce B descend de A, tous les caractères de B doivent être plus évolués que ceux de A ou au moins aussi évolués. L'augmentation de taille étant admise comme sens d'évolution, nous pouvons remarquer que les grains les plus gros, ceux des *Pseudotsuga*, n'ont pas de ballonnets. *La disparition des ballonnets est le sens de l'évolution.*

Florin considère que les ballonnets sont les restes d'un sac à air primitif entourant tout le grain comme chez les Cordaïtales. Il a trouvé en effet des pollens munis d'un seul sac à air au Carbonifère supérieur et au Permien inférieur (*Lebachia, Ernestiodendron*), puis au Permien supérieur l'exine du sac à air s'est accolée au corps du grain par une petite surface sur le côté proximal, enfin, nous dit Florin, cette surface s'est agrandie peu à peu. Nous obtenons enfin le grain de pollen du type *Abies* où le système anémochorique est rejeté vers la partie distale. La réduction des ballonnets semble donc bien être le sens de l'évolution.

Il est intéressant de noter que la réduction et même la suppression des ballonnets peut être « saisie sur le vif » sur des grains de pollen provenant d'hybrides comme nous le verrons par la suite.

L'hypothèse d'un recollement progressif d'un vaste sac à air unique conduit à imaginer une succession de formes qui aurait logiquement abouti à des sacs à air annulaires ou ellipsoïdaux (V. fig. 10 page 152). Toutefois les ballonnets emboîtants pourraient être une résultante de différentes variations qu'aurait engendrées une réduction progressive du sac à air ; ces grains auraient subi un écrasement latéral ayant donné une zone germinale allongée entre deux ballonnets au lieu d'une zone germinale circulaire entourée d'un sac à air annulaire. *Les ballonnets emboîtants seraient donc les plus primitifs.*

L'hypothèse d'une adhérence progressive de la paroi extérieure du sac à air à l'endexine trouve une confirmation supplémentaire dans l'existence d'une crête marginale importante bordant la calotte chez certains Pins : *Pinus contorta* en est un bon exemple. L'adhérence de l'ectomésexine à l'endexine ne se serait pas réalisée d'une façon régulière : la surface de l'ectomésexine destinée à adhérer au corps du grain étant supérieure à la surface qui devait la recevoir, une ondulation, ou crête marginale, se serait produite sur ses bords. *La crête marginale est donc un caractère primitif des grains de pollen.*

On a beaucoup discuté sur le rôle des ballonnets, et

quelques auteurs ont vu dans leur présence surtout un phénomène d'adaptation.

Le volume occupé par les ballonnets dans l'atmosphère est beaucoup plus considérable que le volume occupé par le corps du grain ; ces pollens peuvent donc rester très longtemps en suspension dans l'air, les vents les entraînent loin de leur lieu d'émission. Il est possible de voir dans ce fait l'une des causes de très nombreux cas d'hybridité que l'on rencontre dans cette famille.

Une conifère, un Pin notamment, donne en extrême abondance du pollen en une période relativement courte. Pour une forêt, on a affaire à une quantité véritablement prodigieuse de poussière jaune ressemblant à du soufre en fleur. L'imagination populaire a qualifié de « pluie de soufre », de « nuages de soufre » ces pollens transportés à de grandes distances ou en suspension dans l'air. Les pluies de soufre de la forêt landaise sont bien connues, et, il m'a été donné d'observer dans le Capcir, en juin 1948, par une brise légère, un nuage de « soufre » qui provenait des pinèdes garnissant le versant occidental d'un des chaînons du Massif de Madrès.

L'émission d'une quantité énorme de pollen (1) semble être un caractère primitif de la famille des Pinacées ; en effet, chez aucune Angiosperme on ne constate une émission de pollen comparable à celle qui est due aux Pins, Cèdres, Sapins, Epicéas par exemple. Les Equisétinées sont remarquables par le même phénomène, des charbons ont été trouvés qui sont presque uniquement formés de spores de Prêles.

Soulignons que J. Doyle, dans une étude des types de pollinisation chez les Coniferales, note qu'aux espèces à ovule droit correspond des pollens sans ballonnets, et qu'aux espèces à ovule inversé, c'est-à-dire à celles où le micropyle est tourné vers le bas, des pollens à ballonnets, en effet, ceux-ci présentent normalement leur zone germinale tournée vers le haut. Doyle conclut ainsi :

« Air sacs or the pollen sacs are taken to be primarily a simple flotation mechanism, although in some modern grains they may function secondarily as protection to the germinal furrow ».

En effet, Wodehouse voit dans la présence des ballonnets surtout un moyen de protection de la zone germinale ; il assimile même les ballonnets à des sortes d'ailes qui aideraient le pollen à voler. Les grains de pollen des *Tsuga, Larix, Pseudotsuga* se passent fort bien des ballonnets pour protéger leur zone germinale.

Dans cette recherche du « Pourquoi » des choses, chaque auteur a expliqué les faits d'après les opinions qu'il avait acquises dans l'étude d'un domaine particulier.

Wodehouse, très déterministe dans ses conceptions, voit dans les ballonnets un moyen de protection de la zone germinale ; Doyle qui étudie la pollinisation, y voit des méca-

(1) Notons que les Pinacées ont un pourcentage considérable de grains de pollen stériles.

nismes de flottaison dans le liquide micropylaire. Il est probable que toutes les explications données ont leur part de vérité et ne s'excluent pas l'une l'autre. Si la présence des ballonnets est un phénomène adaptatif, ce qui n'est pas démontré, leurs variations ont une valeur phylogénique certaine que nous montrerons dans la suite.

Zone germinale

Chez les Pinacées, les variations de la zone germinale n'ont pas de valeur phylogénique. En effet, et j'ai déjà attiré l'attention sur ce point, les pollens à exine mince ne présentent pas de zone germinale distincte et ils n'en ont pas besoin puisque leur exine peut se rompre facilement en un point quelconque. Des exemples nous sont fournis aussi bien chez les Conifères : *Pseudotsuga, Larix, Cupressus...*, que chez les Angiospermes : *Populus...* C'est l'épaississement de l'exine qui a rendu nécessaire, en un point du grain, la présence d'une zone assez élastique pour permettre les changements de forme du grain, et assez mince pour que la rupture de l'exine soit possible ; il s'agit chez les Pinacées d'une zone germinale plutôt que d'un sillon (*furrow* de WODEHOUSE, *furck* de FLORIN).

D'après WODEHOUSE et FLORIN, le sillon germinal se serait transmis indépendamment des ballonnets chez les pollens des Pinacées ; leur principal argument est que de nombreux grains chez les Lycopodiales et les Cycadofilicales avaient un sac à air et pas de sillons.

« Thus the bladdery wings constitute a character that was originally quite separate from and far more ancient than the ancient furrow with which the is always associated among the modern spermatophytes ». (WODEHOUSE).

Une première constatation s'impose, c'est qu'il est très difficile de savoir si des pollens anciens ont eu ou n'ont pas eu de zone germinale puisqu'ils sont presque toujours non turgescents et présentent alors des systèmes de plis très variables. D'autre part, si un pollen possède un vaste sac à air unique et une petite zone germinale, celle-ci peut très bien passer inaperçue dans de nombreuses positions du grain.

Cette zone germinale ne doit être caractérisée chez les Conifères à sac à air ou à ballonnets que par un caractère négatif : à savoir l'absence d'une exine rigide et résistante sur une partie du grain pour permettre les changements de forme et l'émission du tube pollinique. Seul le fait que cette zone germinale soit unique a une valeur phylogénique.

Calotte

L'étude des variations de la calotte porte principalement sur les variations d'épaisseur et sur les variations de surface. *La diminution d'épaisseur de la calotte est le sens de l'évo-*

lution. Toutefois, nous ne sommes pas ici en présence d'une série continue de variations ; il est donc nécessaire d'aborder cette étude avec circonspection.

L'augmentation de surface de la calotte est le sens de l'évolution. Nous avons vu que suivant Florin, le recollement progressif du sac à air marquait des stades de plus en plus avancés d'évolution. Nous pouvons donc dire que plus la calotte sera grande, ou encore plus les ballonnets se trouveront reportés sur le côté distal du grain, plus le pollen sera à un stade avancé de son évolution. Cette évolution pourra pratiquement être suivie par les variations de la position de la racine proximale des ballonnets.

Cette position étant donnée par l'angle que nous avons défini précédemment (Tab. III, fig. 6), nous constatons que l'angle varie :

dans le genre	*Pinus*	de	10°	à 33°	environ
»	*Picea*	»	25°	43°	»
»	*Abies*	»	29°	47°	»

Pour *Pseudotsuga* l'angle n'est pas défini, le recollement est total. Cet angle est très variable chez les hybrides.

Intine

La simplification de l'intine est le sens de l'évolution. L'intine qui est composée de trois membranes dans le genre *Pinus* est simple dans le genre *Picea*, par exemple.

Résumé

Je viens d'exposer les directions principales suivant lesquelles je ferai les recherches de filiations à l'intérieur des genres et à l'intérieur de la famille des Pinacées.

En résumé les sens d'évolution des caractères des grains de pollen des Pinacées sont les suivants :

Augmentation de la taille.
Disparition du système anémochorique qui implique :
Disparition des ballonnets.
Disparition de la crête marginale.
Diminution d'épaisseur de la calotte.
Augmentation de la surface de la calotte.
Ballonnet globuleux, plus évolués que ballonnets emboîtants.
Simplification de l'intine.

VII. — LES HYBRIDES

Mon attention a été sollicitée très souvent au cours de mes observations par des pollens malformés, présentant des anomalies d'ordre très divers. Ces anomalies m'ont semblé

d'autant plus intéressantes à étudier que des auteurs leur avaient donné une signification phylogénique en voyant dans certaines de ces formes un rappel de formes ancestrales.

Cette étude des hybrides ne se base que sur l'aspect extérieur des grains.

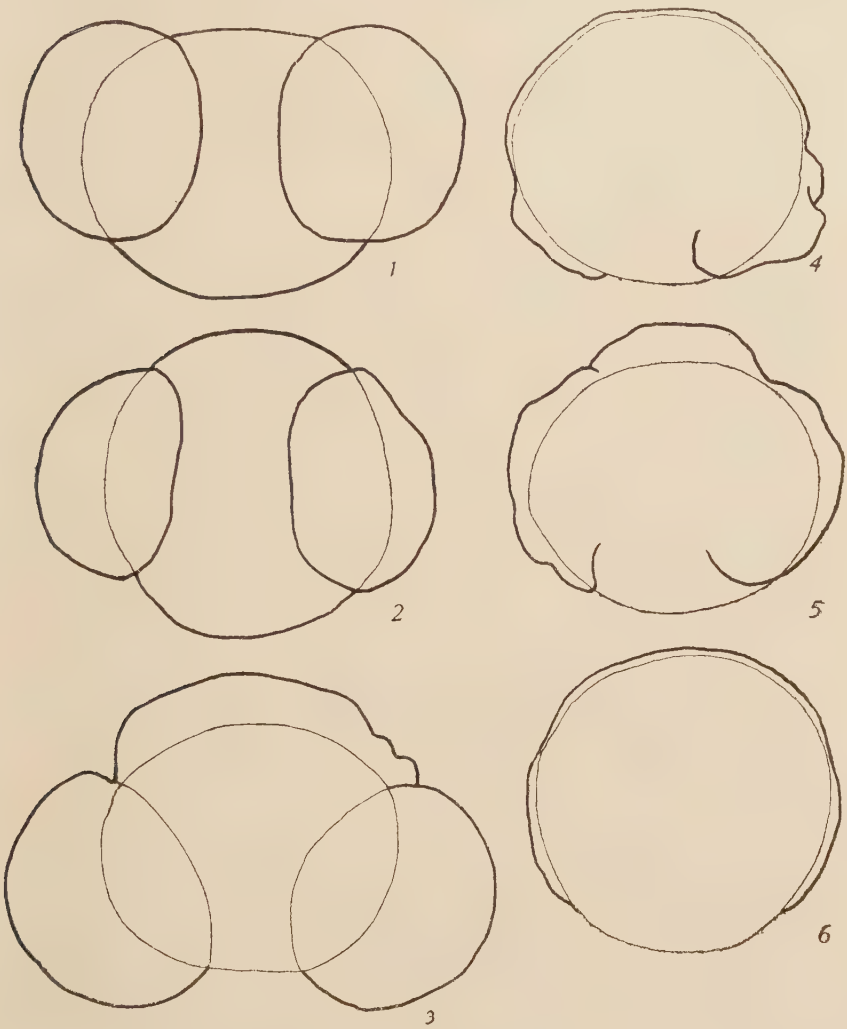


Tableau VII

Grains de pollen d'*Abies Vilmorini* ; 1, normal ; 2, 3, 4, 5 et 6 anormaux × 400

J'ai déjà publié des articles, 1947 b, 1948 a, sur cette question, et je reprends ici les principaux résultats.

Une constatation s'impose de prime abord : les individus

hybrides contiennent *toujours* une certaine proportion de grains de pollen anormaux.

J'analyserai d'abord le cas d'un hybride connu ; celui de *Abies Vilmorini* = *Abies cephalonica* × *Abies Pinsapo*. Les échantillons de pollen frais ont été prélevés à l'Arboretum de VILMORIN, à Verrières-le-Buisson. Dans une préparation j'ai compté 58 % de grains normaux. (J'entends par grains de pollen normaux des grains semblables à ceux des parents ou présentant un type intermédiaire; dans le cas étudié, les grains de pollen des deux parents ne présentent pas de différences fondamentales); j'ai compté en outre 34 % de grains de pollen de taille normale mais avec des anomalies de la calotte ou des ballonnets, et 8 % de grains avortés, soit 42 % de grains anormaux.

Dans le Tabl. VII, la fig. 1 représente à peu près le type normal, la fig. 2 montre un grain s'éloignant du type normal par diminution de volume des ballonnets; sur la fig. 3 est représenté un type de grain à calotte très épaisse; la fig. 4 montre des ballonnets boursoufflés et en régression; la fig. 5 représente le grain entouré d'un sac à air continu, et la fig. 6 donne un type de grain où les ballonnets et la calotte sont en grande régression. Il existe un grand nombre de variantes, j'ai seulement donné quelques exemples frappants.

Dans tous les genres des Abiétinées à ballonnets on rencontre des exemples analogues. Sur une préparation de pollens récoltés à l'Arboretum des Barres sur un hybride entre *Pinus densiflora* et *Pinus Thumbergii*, j'ai compté 20 % de grains normaux, 30 % de grains de grosseur à peu près normale, mais présentant des anomalies et 50 % de grains avortés.

Toutefois dans le cas présent les grains qui semblent normaux ne sont pas exactement semblables à ceux des parents; on se trouve ici en présence d'un arbre d'arboretum et on peut se demander si l'un des parents ou les parents n'étaient pas eux-mêmes des hybrides. On est d'autant plus fondé à le penser que le pourcentage de grains anormaux atteint 80 %.

Quelques-unes de ces anomalies sont consignées sur le Tabl. VIII; les fig. 1 et 2 représentent des grains de pollen avortés; les fig. 3 et 4 montrent des ballonnets anormaux; la fig. 5 montre les ballonnets soudés entre eux.

Le pollen de chaque hybride étudié présente des anomalies dans la proportion d'au moins 50 %.

Des grains de pollen d'*Abies pectinata* prélevés sur des individus formant d'anciennes forêts de cette seule essence ont donné des résultats convaincants. Sur les préparations des grains de pollen d'un Sapin de Transylvanie et d'un Sapin des forêts vosgiennes la proportion des grains de pollen anormaux est inférieure à 1 %. Puisque l'examen des grains de pollen d'un individu d'une lignée pure, vivant dans ses conditions normales d'habitat, donne un pourcentage très faible de grains anormaux, on peut affirmer que, dans ces

conditions, des grains anormaux abondants sont un signe d'hybridité.

Il faut noter que certaines essences des Arboretums ne sont pas dans leur milieu naturel, il en résulte des malformations dans l'appareil végétatif, il est bien possible que le pollen présente dans ce cas des malformations au même titre que tout autre organe.

TABLEAU VIII

Fig. 1, 2, 3, 4 et 5 . Grains de pollen anormaux d'un hybride entre *Pinus sensiflora* et *Pinus Thunbergii*
Fig. 6 et 7 : Grains de pollen soudés entre eux de *Abies Vilmorini* grossissement 600

HYBRIDATIONS ENTRE INDIVIDUS DE RACES DIFFERENTES

Ces hybridations doivent être dans la nature extrêmement fréquentes; c'est ainsi que nous pouvons interpréter les formes relativement variables des pollens des différents Pins de montagne, toutes ces formes semblent normales, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de grains avortés ou présentant des malformations, mais il est rarement possible de distinguer parmi elles le pollen type de l'espèce.

HYBRIDATIONS INTERSPECIFIQUES

J'ai donné plus haut des exemples d'hybrides interspécifiques. Toutefois les anomalies que présente le pollen sont de types différents suivant les hybrides, il m'a paru intéressant d'en signaler quelques-uns.

Pinus Coulteri (Arboretum de Verrières-le-Buisson). Les

préparations du pollen de cette espèce montrent un certain nombre de grains à ballonnets mal conformés; la réduction de volume des ballonnets s'est faite de façon très irrégulière : les insertions proximale et distale du ballonnet s'étant rapprochées et celui-ci recroquevillé sur lui-même : Tabl. IX. Dans cet exemple, ainsi que dans les précédents, on est en présence de variations brusques de la morphologie des grains. Dans les deux exemples qui vont suivre, on se trouve, au contraire, en présence de nombreux stades de disparition régulière des ballonnets. On y assiste, soit à une diminution d'épaisseur de ceux-ci, c'est le cas du *Cedrus Libani* que j'ai étudié, soit à un recollement progressif de l'ectomésexine sur

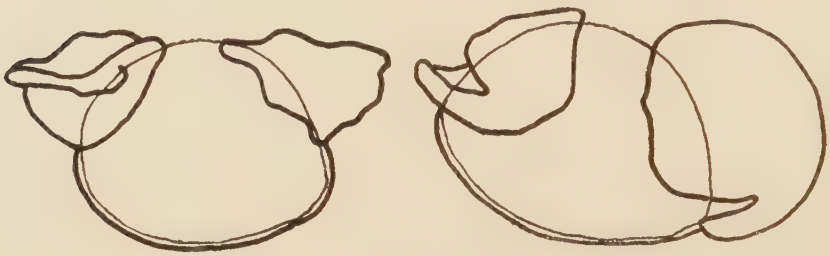


TABLEAU IX

Grains de pollen de *Pinus Coulteri* × 600

l'endexine. Ce dernier cas est très intéressant, je l'ai rencontré chez les grains de pollen d'un *Picea* étiqueté *Wilsoni* à l'Arboretum des Barres. Certains grains montrent un recollement presque complet de l'ectomésexine à l'endexine; toutefois l'ectomésexine qui se trouve à l'emplacement des ballonnets conserve une réticulation à mailles plus grande que celles de la calotte : Tabl. X. Le grain turgescent est subsphérique, et, lorsqu'il est dans l'atmosphère, sa partie distale s'invagine dans sa partie proximale exactement comme dans les grains du type *Larix*.

On assiste dans les trois exemples précédents à une réduction de volume des ballonnets, soit irrégulière, soit progressive. Dans d'autres cas, par contre, on constate la formation d'un sac à air unique entourant presque complètement le grain. Dans la majorité des cas, ce sac à air est dû à la soudure des ballonnets entre eux, la calotte restant à peu près adhérente au grain.

J'ai donné dans le Tabl. XI des schémas de quelques anomalies curieuses, notamment celles de soudures à l'intérieur de la tétrade; des cas de gigantisme sont également observés. Notons que le gigantisme des grains de pollen peut être provoqué par l'hybridation, par la formation d'espèces polyploïdes ou même par des phénomènes atmosphériques. HOLUBINSKY (I.) a constaté en été 1945, après un violent orage un méiose anormale dans les cellules mères qui a provoqué la formation de pollens géants parmi les pollens normaux.

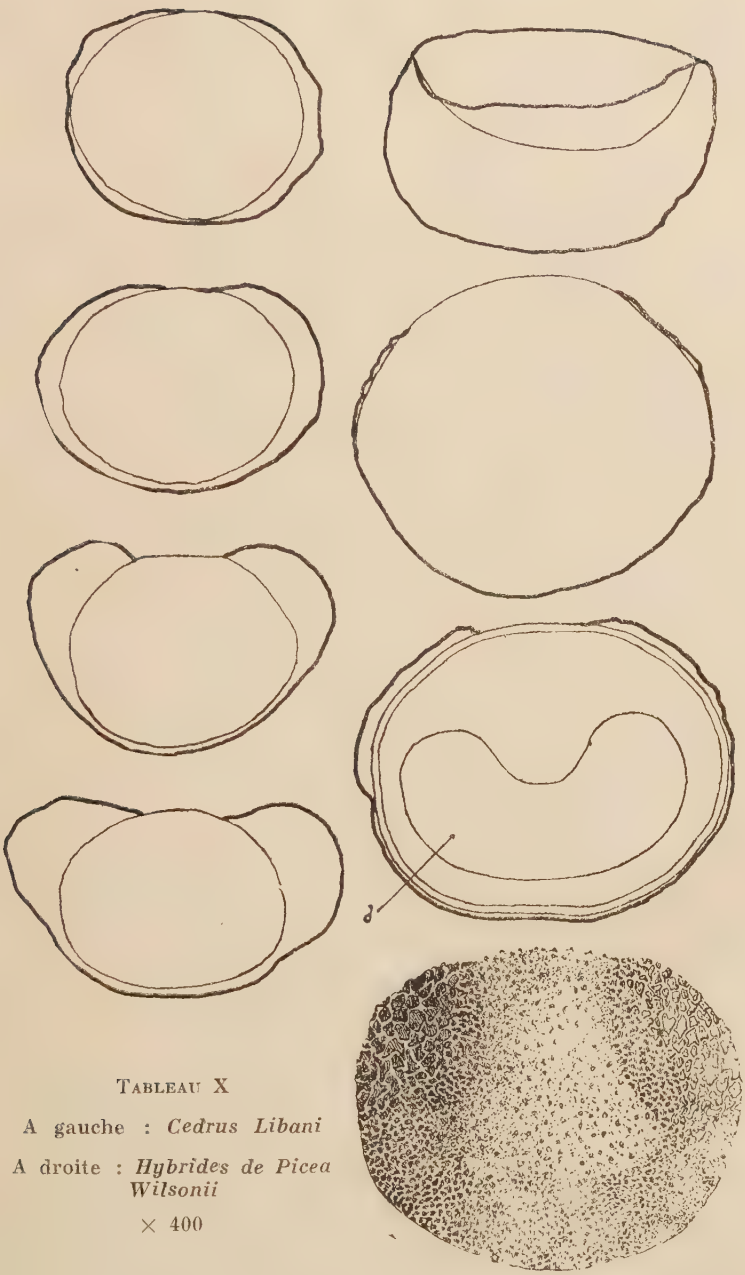


TABLEAU X

A gauche : *Cedrus Libani*

A droite : *Hybrides de Picea Wilsonii*

× 400

Ces différentes anomalies n'ont peut-être pas en elles-mêmes un intérêt en phylogénie comme on l'a cru parfois, elles montrent néanmoins quelques stades de régression des ballonnets, depuis le grain à sac à air unique, jusqu'au grain ne possédant plus de système anémochorique.

HYBRIDES INTERGENERIQUES

L'étude des grains de pollen de *Tsuga longibracteata* Cheng; *Tsuga Hookeriana* Murr et de *Tsuga crassifolia* Flous (V. Tabl. LVIII), a révélé que :

1) Les préparations présentent 100 % de grains anormaux, autrement dit, tous les pollens sont avortés ou présentent des malformations;

2) Tous les pollens de ces préparations présentent un système anémochorique beaucoup plus important que celui des pollens du genre *Tsuga* (*Eutsuga,*) en particulier ils présentent presque tous des ballonnets.

On peut en déduire que ces pollens proviennent d'hybrides et que, l'un des parents étant un *Eutsuga* ou un hybride de *Tsuga,* l'autre appartient à une espèce dont le pollen porte des ballonnets.

On est donc ici en présence d'hybrides intergénériques. Ces hybrides seront étudiés en détail plus loin.

La valeur du grain de pollen pour la recherche des cas d'hybridité étant incontestable, le problème se pose de savoir si l'examen d'un pollen d'hybride peut apporter des renseignements sur les parents.

Très peu d'auteurs ont été intéressés par ces questions; je dois toutefois citer un article qui date de 1901 et qui relate des observations très intéressantes de F. Gagnepain dont je donnerai ici les conclusions.

1) Les pollens des hybrides sont pour la plupart infertiles dans chaque anthère, et cette stérilité permet de reconnaître des produits adultérins.

2) Les pollens fertiles se rapprochent davantage par la forme, l'aspect, de ceux des procréateurs qui a eu la plus grande influence, et c'est toujours le plus voisin topographiquement.

3) Il est possible connaissant les pollens d'un genre peu nombreux de trouver l'origine d'un hybride avec quelque certitude.

4) La proportion des pollens fertiles augmente en raison de l'affinité des parents de l'hybride considéré.

L'auteur constate que les pollens fertiles se rapprochent davantage par la forme et l'aspect de ceux du procréateur le plus voisin topographiquement. Ceci revient à dire que les grains de pollen fertiles sont semblables à ceux de la plante qui a servi de mère, puisque le pollen est transporté parfois d'assez loin sur le pistil.

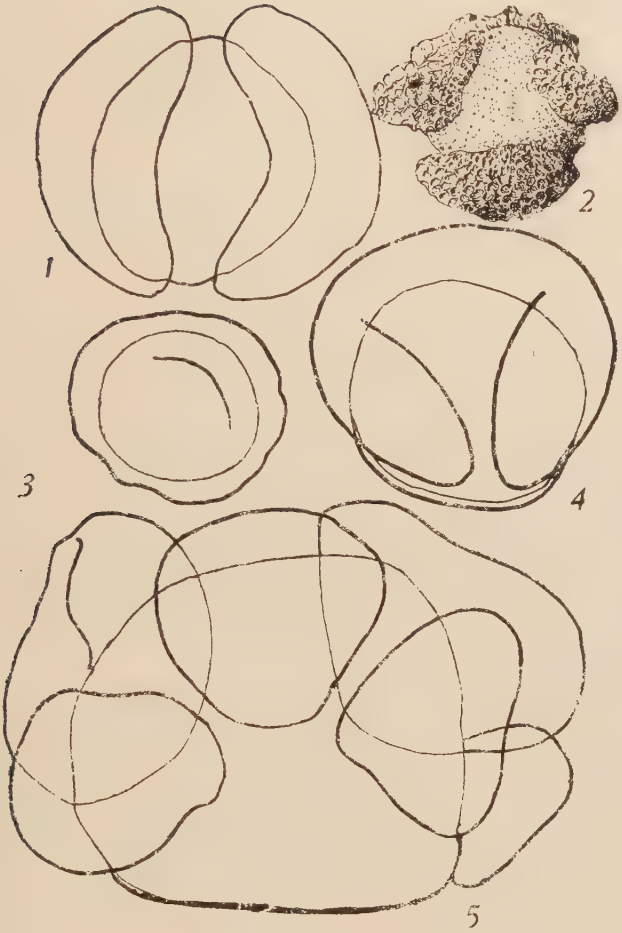


TABLEAU XI

1-2 Pollens d'un hybride de *Picea Balfouriana*.
3 Pollen d'un hybride de *Pinus Thumbergii*.
4 Pollen d'un hybride de *Abies Delavayi*.
5 Pollens soudés d'un hybride de Abies *Bornmülleriana*.

En ce qui concerne la 3e proposition, il est bon de remarquer que dans la nature il est très difficile, sinon impossible, de savoir à quelle génération on a affaire et même si le pollen examiné ne porte pas en lui l'empreinte de plusieurs espèces.

Des observations de GAGNEPAIN il semble découler que l'hybride ressemble surtout à la plante mère.

H. CAULLERY, dans son ouvrage « Génétique et hérédité », signale également des cas où la matroclinie est évidente chez les plantes hybrides; elle le serait d'autant plus que l'hybride a des parents de types éloignés :

« On a fait valoir que la matroclinie constatée peut tenir à ce que, dans les croisements interspécifiques, les gènes paternels manifestent leur activité moins aisément dans le cytoplasme maternel, surtout dans le cas où les parents ont des types spécifiques nettement distincts ».

Je voudrais signaler en outre la fréquence considérable des hybrides parmi les arbres des arboretums. La matroclinie évidente de certains hybrides ne permet pas toujours de distinguer facilement le phénotype de l'hybride de celui de la plante qui lui a servi de mère, de plus, les étiquetages cachent souvent un hybride sous le vocable d'une espèce pure.

Il est bien évident que les graines provenant d'un arboretum donneront souvent chez les Abiétinées, des plantes hybrides, à moins que la pollinisation n'ait été faite artificiellement.

L'homme est d'ailleurs intervenu directement pour propager les hybrides de préférence aux espèces pures, car ils se distinguent souvent par une plus grande vigueur et un développement général plus puissant, comme l'a fait remarquer L. BLARINGHEM.

La fertilité des hybrides chez les Abiétinées peut être une des causes de la multiplication des espèces à l'intérieur des genres; si on ajoute à cette cause les modifications qui peuvent être apportées par le milieu extérieur, les possibilités de mutation, on voit combien il sera délicat de débrouiller les voies nombreuses et variées de l'évolution. L'étude de la phylogénie aura d'autant plus d'intérêt qu'il sera possible de dominer l'Espèce et de s'élever jusqu'au Genre.

DEUXIÈME PARTIE

ETUDE DU POLLEN DES ABIÉTINÉES ET DE QUELQUES FAMILLES DE CONIFÈRES

I. — TECHNIQUES

Récolte des grains de pollen

La récolte des grains de pollen des Abiétinées est facile, les espèces donnant toutes du pollen en grande abondance. Il suffit de secouer un cône en pleine floraison sur une feuille de papier et de prélever la petite quantité nécessaire au montage d'une préparation. Si les chatons ne sont pas encore mûrs il faut couper la branche qui les porte, en faire tremper la base dans un récipient plein d'eau, au bout de quelques jours le pollen tombe en abondance sur un papier disposé sous le chaton. Si, par contre la floraison est terminée, il est encore possible de recueillir du pollen en dilacérant les chatons sur une lame, des grains de pollen restant toujours logés dans les plis des écailles ou à leur base.

Les observations peuvent se faire aussi bien sur des grains de pollen prélevés sur du matériel d'herbier. Les chatons séchés qui fournissent du pollen dans les meilleures conditions sont ceux qui n'étaient pas parfaitement mûrs au moment de la récolte de l'échantillon, il suffit alors d'enlever quelques bractées et de secouer le chaton au-dessus d'une lame pour obtenir suffisamment de pollen. Les chatons très mûrs dont les bractées sont très écartées, ont perdu, s'ils sont anciens, presque tout leur pollen; il est possible néanmoins de récolter quelques grains en dilacérant le chaton sur la lame. Il faut dans ce cas être très prudent et vérifier que le nombre des grains de pollen étrangers à l'espèce étudiée n'est pas considérable. Dans aucun cas, il ne faut récolter le pollen tombé sur une feuille d'herbier.

Lorsque les échantillons ont été conservés dans de mauvaises conditions, les grains de pollen sont souvent déformés, surtout ceux qui n'ont pas de ballonnets, souvent encore ils sont parasités, et les filaments de mycélium qu'ils contiennent empêchent une observation suffisante.

Les grains de pollen à ballonnets se conservent très bien en herbier et peuvent être préparés suivant les mêmes techniques que les grains frais.

Montage des grains de pollen

L'extrême résistance qu'offre l'exine des grains de pollen aux moyens chimiques et mécaniques de destruction explique les nombreuses techniques employées pour leur étude. Ces techniques se divisent en deux groupes principaux : celles qui ne conservent que l'exine, celles qui tendent à conserver le contenu du grain et à le rendre turgescent. Les premières servent à faire des préparations types, permettant de reconnaître, par comparaison les grains de pollen fossiles contenus dans les tourbes ou autres sédiments. Je citerai parmi celles-ci la technique dite « à la potasse », c'est la plus ancienne, elle consiste à faire bouillir les grains de pollen dans une solution de potasse à 10 pour 100 de concentration primitive.

Le grand palynologue G. ERDTMANN a mis au point des techniques excellentes pour préparer les sédiments tourbeux aux fins d'analyse polliniques. Pour les grains de pollen frais il préconise la technique suivante : le matériel qui porte le pollen est réduit en une poudre fine qui est déposée dans un tube à centrifuger et immergée dans un mélange de 9 c^3 d'acide acétique et de 1 c^3 d'acide sulfurique concentré. Le tube à centrifuger est alors placé dans un bain-marie qui est chauffé jusqu'à ébullition. Quand l'ébullition commence le tube est transporté dans la centrifugeuse. Après centrifugation le liquide est décanté et le sédiment lavé dans l'eau puis avec de la glycérine diluée et finalement monté dans la gélatine glycérinée. Cette méthode fait gonfler considérablement l'exine.

Il peut être intéressant parfois d'observer différents stades de gonflement et de dissolution de l'exine, cet examen est possible en particulier en immergeant les grains de pollen dans une solution d'acide chromique à 10 pour 100.

Pour étudier les grains de pollen vidés de leur contenu il n'est guère exagéré de dire que chaque auteur a sa technique personnelle basée sur l'utilisation soit des acides forts : acide sulfurique et chlorhydrique, soit des bases fortes, soude ou potasse par exemple.

Pour préparer les grains de telle sorte qu'ils présentent toutes leurs parties sans altérations, les techniques sont beaucoup moins nombreuses.

J'ai examiné les grains de pollen suivant la technique préconisée par WODEHOUSE dans son important traité « Pollen grains », 1935, page 106. De nombreux essais de montage des grains de pollen dans des milieux différents me permettent d'affirmer que cette technique est tout à fait satisfaisante ; elle est d'un emploi très facile, les grains sont parfaitement turgescents, en outre tous les détails de l'exine sont bien visibles. Je vais donner tous les détails de cette technique car nous verrons par la suite que, pour certains caractères, il n'est possible de comparer que des grains préparés exactement dans les mêmes conditions.

Les étamines, chatons, fleurs ou inflorescenses des plan-

les fraîches ou séchées sont secoués ou dilacérés sur une lame. Dans le cas où nous avons du matériel sec des fragments de l'inflorescence se détachent avec le pollen ; pour pallier à cet inconvénient il suffit de dilacérer l'échantillon sur une lame légèrement humide et de la secouer ensuite énergiquement ; les particules les plus fines, dont le pollen, restent adhérentes à la lame. Une goutte d'alcool à 90° est alors déposée sur les grains de pollen ; cet alcool dissout les essences et résines qui peuvent entourer le pollen et qui maintiennent accolés ensemble de nombreux grains ; après ce lavage dans l'alcool un petit fragment de gélatine glycérinée colorée au vert de méthyle est déposé sur les grains et la lame est chauffée légèrement à la main sur la veilleuse d'un bec BUNSEN ; lorsque la gélatine s'est liquéfiée il suffit de déposer sur la préparation une lamelle préalablement chauffée. La quantité de gélatine glycérinée déposée sur la lame doit être calculée de telle façon qu'elle ne déborde pas sur le pourtour de la lamelle lorsque l'on appuie sur celle-ci pour rendre la préparation la plus mince possible.

La gélatine glycérinée est préparée suivant la méthode de BRANDT : laisser tremper des feuilles de gélatine pendant 2 ou 3 heures dans l'eau froide puis égoutter et chauffer jusqu'à ce qu'elles fondent ; pour une partie de gélatine ainsi fondue ajouter 1,5 partie de glycérine, si nécessaire filtrer à chaud le mélange sur de l'écume de verre. Ajouter 2 ou 3 pour 100 d'acide phénique.

La gélatine glycérinée est colorée jusqu'au vert très foncé par une solution de vert de méthyle dans l'alcool à 50°.

J'ai employé cette technique de montage des grains de pollen d'une façon constante. Toutefois, dans certains cas, j'ai eu recours à l'attaque brutale par un acide pour observer un détail très fin de l'exine. C'est sur des grains de *Pseudotsuga* traités par de l'acide chlorhydrique pur que j'ai pu observer d'abord la marque triradiée.

Mesures des grains de pollen

Les déterminations des grains de pollen des espèces appartenant aux différents genres des Pinacées sont souvent fondées sur les dimensions de ces grains. Il ressort de la lecture des nombreux textes qui traitent des limites de variations des dimensions des grains de pollen que les dimensions mesurées sont désignées d'une façon imprécise ; elles sont exprimées habituellement de la façon suivante : pollen de *Pinus sp.* x μ de diamètre. Toutefois Stanley A. CAIN, dans une étude importante sur la détermination de pollens de Pins spécifie que la « longueur du grain » est la longueur du grand axe de la calotte, crête marginale comprise.

Le polliniste doit toujours spécifier exactement la dimension qui correspond aux termes diamètre et longueur. Les causes des variations des dimensions des grains de pollen

sont assez nombreuses pourqu'il soit nécessaire de supprimer toute cause d'erreur supplémentaire.

Le choix de Stanley A. Cain me semble critiquable, en effet, l'épaisseur de la crête marginale n'est pas constante, les schémas Tab. XII fig. 1 et 2 de deux grains de pollen de *Pinus uncinata* montrent ces variations d'épaisseur qui peuvent dans certains cas atteindre plusieurs μ.

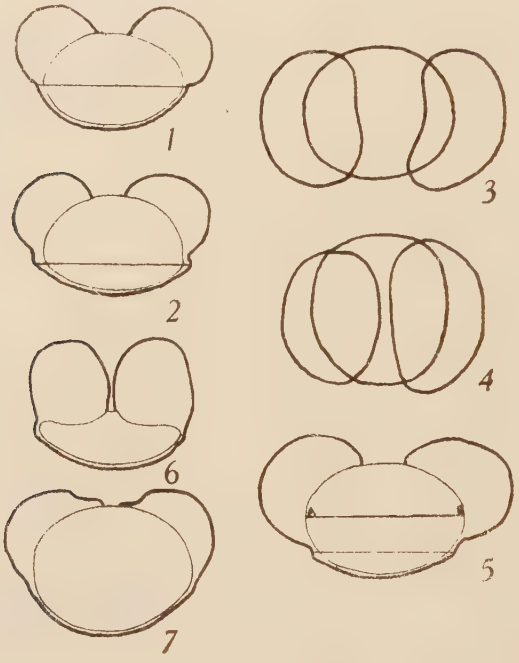


Tableau XII
Grains × 400

1-2 Pollens de *Pinus uncinata*.
3-4 Pollens de *Pinus Cembra*.
5 Pollen de *Pinus maritima*. AB = diamètre du corps du grain.
6-7 Pollens secs et turgescent de *Picea sp.*

Le diamètre total du grain, c'est-à-dire la longueur du grain, ballonnets compris, est très variable, les mesures obtenues ne peuvent se comparer que sur les grains dont les ballonnets sont divariqués au maximum ; en effet, les deux schémas (V. Tabl. XII, fig. 3 et 4) de *Pinus Cembra* montrent combien l'aspect des grains peut être variable à des états différents de turgescence.

La hauteur du grain, c'est-à-dire la distance du centre de la calotte au centre de la zone germinale, et les dimensions des ballonnets sont à tel point fonction de la turgescence du grain qu'il m'a semblé inutile d'en faire état dans la plupart des cas. Les schémas 6 et 7, Tabl. XII donnent une idée de leurs variations.

Mon choix de la dimension à mesurer a été guidé par plusieurs considérations.

a) Les mesures obtenues doivent être comparables entre elles non seulement pour les espèces d'un même genre, mais encore pour les espèces de la famille des Pinacées. Or les ballonnets et les crêtes marginales sont absents, chez le genre *Larix* et le genre *Pseudotsuga* où l'ectoménexine a presque entièrement disparu.

b) Les variations d'épaisseur, à l'intérieur d'une même espèce, de l'ectoménexine du grain ne doivent pas intervenir dans les mesures.

c) Les dimensions mesurées doivent avoir des limites extrêmement nettes, ce qui n'est pas le cas pour les mesures comprenant la calotte qui a le plus souvent un tracé irrégulier.

d) Le grand axe du corps du grain ne coïncide pas toujours avec le grand axe de la calotte, fig. 5.

Il m'a donc semblé logique de mesurer d'une façon générale la longueur du corps du grain sur des grains turgescents, c'est-à-dire le grand axe de l'ellipsoïde limité par l'endexine ; soit le segment AB, fig. 5, Tabl. XII.

Courbes

Les variations des dimensions des grains de pollen sont traduites en général par des courbes. Après avoir mesuré 100 grains de pollen une courbe est établie en mettant en abscisse les dimensions des grains de pollen et en ordonnée le nombre de grains comptés : le maximum d'une courbe sur le graphique est le repère pour l'espèce à laquelle il correspond. J'ai construit mes courbes en représentant sur l'axe des abscisses par 5 mm. la projection sur l'image d'un grain de pollen d'une division de l'oculaire micrométrique (1) et en représentant par 2,5 mm sur l'axe des ordonnées un grain de pollen.

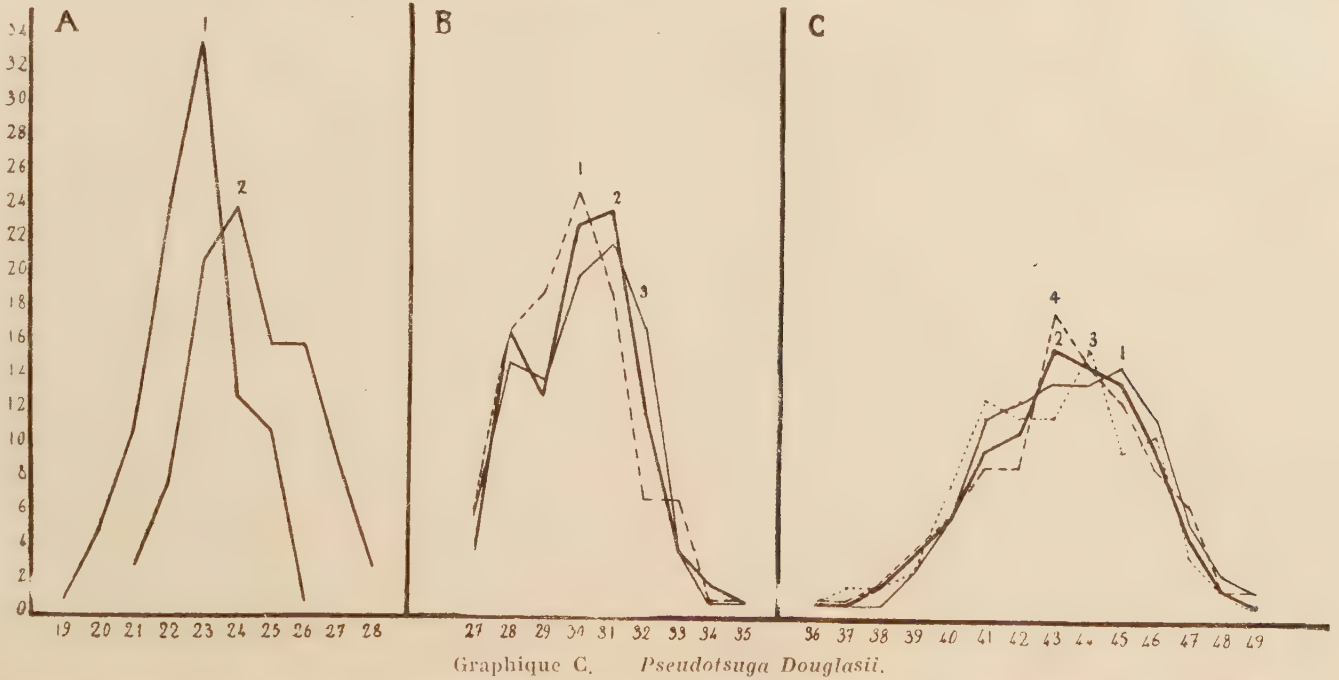
Les pollinistes mesurent pour établir leurs courbes un nombre variable de grains, 100 le plus souvent. Mes courbes sont établies en mesurant 100 grains de pollen. Des comptages supérieurs ne semblent pas donner aux courbes une plus grande précision. J'ai pris comme exemple les courbes correspondant à *Pseudotsuga Douglasii :* graphique C, Tabl. XIII. D'autre part, j'ai mesuré dans la même préparation, trois fois cent grains de pollen de *Picea omorica ;* les trois courbes obtenues ne coïncident pas : graphique B, Tabl. XIII ;

(1) Les grains de pollen sont mesurés au grossissement 360. une division de l'oculaire micrométrique se projette sur une longueur correspondant à 2,6 μ.

TABLEAU XIII

Graphiques A. — *Cedrus Libani*. Courbe 1 : Comptages effectués sur des grains de pollen sans lavage préalable à l'alcool. Courbe 2 : Comptages effectués sur une préparation normale.

Graphique B. — *Picea Omorica*. Les courbes 1, 2, 3, représentent chacune trois comptages différents.



Graphique C. *Pseudotsuga Douglasii*.

Courbe 1 : résultats du comptage de 100 grains de pollen.
Courbe 2 : résultats x 2/3 du comptage de 150 pollens.
Courbe 3 : résultats x 1/2 du comptage de 200 pollens.
Courbes 4 : résultats x 1/3 du comptage de 300 pollens.

l'expérience m'a montré qu'il ne fallait pas tenir compte de petites différences entre les courbes lorsqu'elles ont la même allure et le même emplacement sur le graphique. Des différences de 1 grain de pollen dans les comptages des pollens de mêmes dimensions sont très visibles sur les courbes puisque un grain de pollen est représenté par 2,5 mm.

Causes principales d'erreurs dans les mensurations

Les mensurations effectuées sur les grains de pollen comprennent plusieurs causes d'erreurs. La longueur du grain se calcule en multipliant le nombre de divisions de l'oculaire micrométrique qui se projettent sur l'image du grain par le nombre de μ auquel correspond une division. Or, des erreurs sont possibles sur les deux termes de cette multiplication. Le nombre de divisions qui se projettent sur l'image du grain est compté à un quart de division près, et la grandeur en μ d'une division de l'oculaire micrométrique ne peut s'évaluer qu'au 1/20 de μ.

Ces causes d'erreurs sont relativement peu importantes en regard des variations de taille dues au mode de préparation ou aux différentes provenances des grains de pollen.

Il suffit d'une petite modification dans une préparation de grains de pollen pour changer la forme de la courbe correspondant à l'espèce étudiée et pour la déplacer sur le graphique. Je donnerai comme exemple deux courbes se rapportant à un comptage fait sur une préparation de grains de pollen frais de *Cedrus Libani* ; graphique A, Tabl. XIII. La courbe 2 correspond à un comptage fait sur une préparation montée normalement ; la courbe I correspondond à un comptage effectué sans laver les grains à l'alcool. Les deux courbes obtenues diffèrent de façon assez sensible.

Deevy (1939) établit des courbes à partir d'une espèce de Pins et conclut que les variations parmi les grains de différents arbres d'une même espèce sont aussi grandes que celles trouvées parmi différentes espèces.

Cernjavski (1935) a donné des exemples de courbes très différentes à partir des grains de pollen d'une même espèce récoltés en des lieux différents.

D'autre part les grains ne sont pas tous rigoureusement au même point de turgescence lorsque les mesures sont effectuées.

Ces nombreuses causes d'erreurs doivent-elles faire rejeter d'emblée tout recours aux graphiques pour la détermination des grains de pollen ? Il ne le semble pas, à la condition expresse que les courbes comparées entre elles soient établies à partir de grains pris dans les mêmes conditions et montés suivant la même technique. Des courbes quelconques peuvent être utilisées s'il s'agit de connaître les grandeurs com-

parées des grains, sans vouloir évaluer leurs dimensions réelles.

Pour la détermination des grains de pollen, la méthode qui donne les résultats les plus sûrs est celle qui consiste à établir des préparations types, permettant de déterminer les grains par comparaison. Des dessins peuvent également aider à ces déterminations.

Dessins

Les dessins peuvent être utiles en analyse pollinique, à condition qu'ils soient bien faits, ce qui est assez rare. Je signale les dessins de WODEHOUSE qui sont particulièrement beaux.

Les dessins sont très longs à faire. J'ai dessiné aux points et aux traits, à la chambre claire à miroir, quelques grains de pollen dans le but principal d'attirer l'attention sur certaines particularités de ces grains.

Les grains de pollen qui ont été dessinés ont tous été préparés dans les mêmes conditions, choisis parfaitement turgescents, et dessinés tous au même grossisement, ils ont été reproduits au grossissement 400. Certains, toutefois, dans la première partie de ce mémoire sont reproduits au grossissement 600.

Les ballonnets sont représentés tournés vers le haut, il semblerait curieux de dessiner un *ballon* la nacelle en haut, cependant cette façon de voir avait en général été adoptée pour figurer les grains de pollen à ballonnets. Il m'a semblé plus logique de dessiner les grains de telle façon que leur centre de gravité soit le plus bas possible, c'est-à-dire les ballonnets dirigés vers le haut.

Abréviations

Dans les descriptions seront employées les abréviations suivantes : éch. = échantillons étudiés ; T. = taille ; fcg. = forme du corps du grain ; C. = calotte ; B. ex. = Ballonnets, exine ; b/c (voir p. 46 et Tabl. II) ; rp = racines proximales, C. m. = Crête marginale ; Lab. for. = Laboratoire forestier ; H. du M. = Herbier du Muséum ; Z = Zone germinale ; N.Y.B.G. = New York botanical Garden.

II. — LES POLLENS DES PINS

Les grains de pollen des Pins ont deux ballonnets symétriquement placés de chaque côté du grain. Les pollens parmi les plus petits du genre sont ceux de *Pinus cembroides*,

(V. Tabl. XIV, fig. 2), les pollens de *Pinus maritima* sont parmi les plus grands. Comme nous l'avons vu précédemment, les variations de taille sont figurées sur les graphiques par des courbes à petit écartement, présentant un maximum très net.

Je dois toutefois répéter ici que de nombreux échantillons, prélevés dans les Arboretums, ou même dans les herbiers, présentent des pollens anormaux dont les tailles sont très variables ; nous sommes alors généralement en présence d'hybrides, j'indiquerai pour exemple que sur six échantillons de *P. silvestris*, de provenances différentes, une seule préparation m'a donné une série de grains homogènes. Quoiqu'il en soit, il est tout de même facile de trouver des échantillons purs.

Forme du corps du grain. — Le corps des grains de pollen de Pin peut être subsphérique ou avoir la forme d'un ellipsoïde allongé ou d'un ellipsoïde aplati.

Zone germinale. — Entre les deux ballonnets se trouve la zone germinale, elle est plus ou moins finement ponctuée, et ne présente pas, dans ce genre, d'aspect particulier.

Calotte. — Elle est souvent mince et recouverte d'un réseau épais à mailles fines, l'ectomésexine forme parfois de petites boursoufflures. Parfois sur le bord de la calotte se trouve un bourrelet auquel Wodehouse a donné le nom de « marginal ridge », *crête marginale*, il n'y a aucune discontinuité de structure entre la calotte et les ballonnets ; le bourrelet est formé par l'ectomésexine, et les mailles du réseau qui le recouvre sont d'une taille intermédiaire entre celles de la calotte et celles des ballonnets.

Dans le genre Pin, l'importance de cette crête marginale en bordure de la zone germinale est le plus souvent fonction de l'épaisseur de la calotte.

Ballonnets. — Les ballonnets ont une forme assez variable, ils sont parfois subsphériques et sont adjacents au corps du grain par un petit cercle ; le plus souvent ils sont en contact avec le corps du grain le long d'une ellipse, ils ont alors la forme d'ellipsoïdes allongés dont le grand axe est parallèle à l'axe de la zone germinale. Lorsqu'ils sont en forme d'ellipsoïdes allongés, et peu épais, ils sont dits : « emboîtants ».

L'ectomésexine forme à la surface des ballonnets un réseau à mailles de grandeur et de forme variables ; le réseau est du type 2 si les mailles sont plus ou moins ouvertes, et du type 1, si elles sont fermées (V. Tabl. III, p. 34).

Les racines proximales des ballonnets sont presque toujours soulignées par un bourrelet, elles se trouvent souvent rapprochées du centre de la calotte.

J'ai donné plusieurs dessins de pollens de Pins pour souligner les différences de taille, pour comparer les volumes des

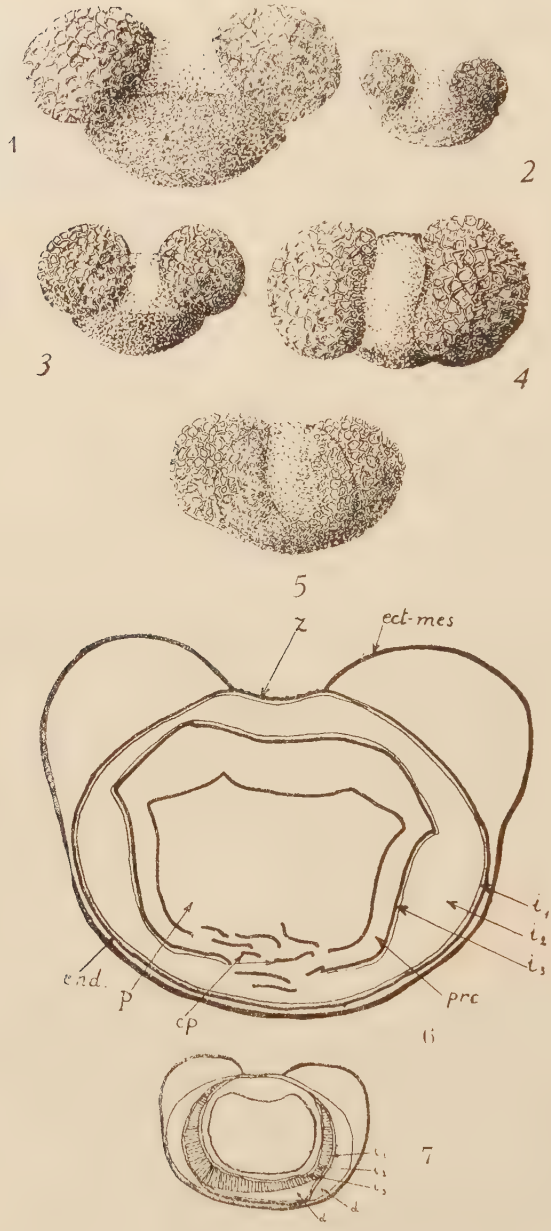


TABLEAU XIV

Pollens des Pins 1-5 × 400.
1 Pollen de *Pinus maritima*. 2 Pollen de *P. cembroïdes*.
3 Pollen de *P. uncinata*. 4 Pollen de *P. halepensis*.
5 Pollen de *P. Gerardiana*.
6 Pollen de *P. sinensis* grossi environ 1.000 fois et montrant les détails de l'intine.
7 *P. sinensis*, gr. 400.

ballonnets par rapport au corps du grain, enfin, pour donner une idée de la variabilité des formes dans ce genre (V. Tabl. XIV, fig. 1, 2, 3, 4, 5).

Contenu du grain. — Pour étudier en détail l'intine et le contenu des grains de pollen de Pin, j'ai pris comme exemple des pollens frais de *P. sinensis* var. *Yunnanensis*, récoltés à l'Arboretum des Barres, et qui ont gonflé d'une façon considérable dans les préparations (V. Tabl. XIV, fig. 6 et 7).

Intine. — Sur un pollen examiné à un grossissement de 1300, j'ai pu nettement observer la complexité de l'intine ; elle est formée de trois membranes : i^1, fine et accolée à l'endexine ; i^2, épaisse et contenant dans sa partie proximale les restes des cellules dégénérescentes dites prothalliennes ; i^3, fine et discontinue à la partie proximale du grain comme l'indique la fig. 7, Tabl. XIV.

Ces membranes peuvent se séparer les unes des autres ; en effet, j'ai pu voir dans un autre grain, fig. 7, i^1, qui s'est décollée de l'endexine, et i^1, qui s'est décollée en partie de i^2. Dans certains grains i^2 n'est développée qu'à la partie proximale.

Protoplasme clair. — Il occupe tout l'espace compris entre le corps pollinique et l'intine.

Corps pollinique. — Chez les pollens de Pin, le corps P est globuleux avec une légère concavité face à la zone germinale du grain. Sur le schéma dessiné au fort grossissement, le corps P porte à sa partie distale deux méplats sur lesquels s'appliquent l'intine et l'endexine lorsque le grain est dans l'atmosphère.

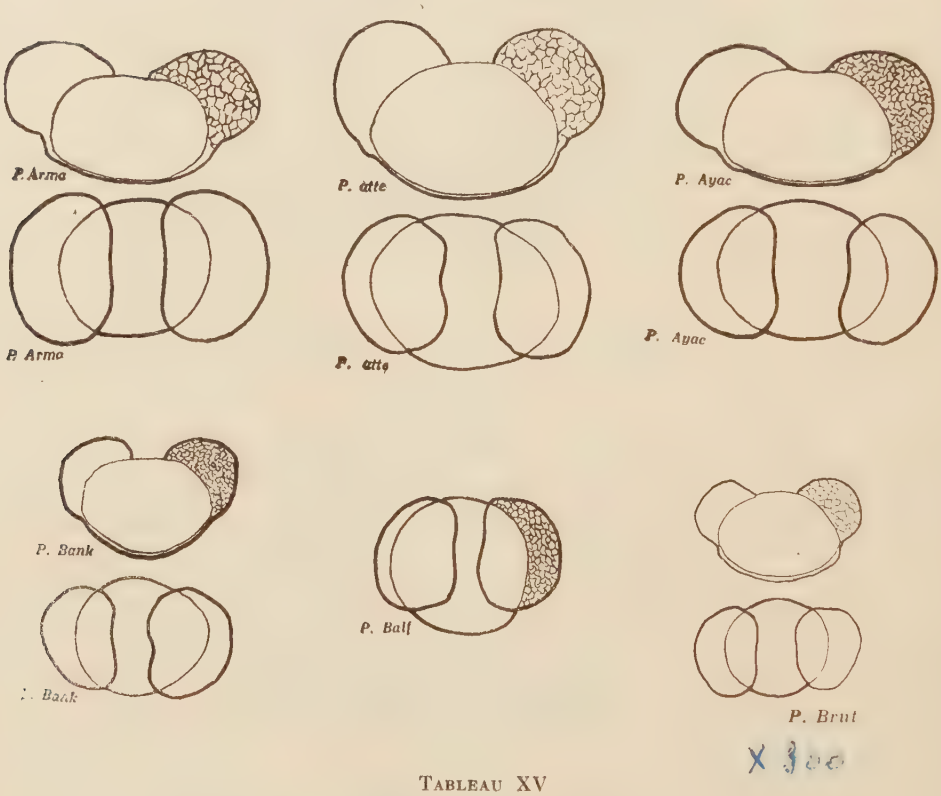
Des cellules prothalliennes dégénérescentes se détachent du corps P à sa partie proximale, elles sont en nombre variable, 2, 3 ou plus ; elles se morcellent le plus souvent, et il est difficile de les dénombrer exactement.

Le contenu du grain n'est d'observation facile que dans les pollens frais.

La description de chaque grain de pollen des espèces du genre *Pinus* va faire suite à ces généralités. Les dessins comportent les initiales du nom d'espèces. Le classement est fait par ordre alphabétique ; le classement phylétique est donné plus loin.

GENRE *PINUS* (voir p. 70 Abréviations)

Pinus	*Armandi* FRANCHET.
éch.	H. du M.-Yunnam N° 4134 - Se Tchuen 1327 - Les Barres, Mai 1947.
T.	56,5 µ.
fcg.	ellipsoïde aplati.
C.	peu épaisse.
B. ex.	réticulation à grandes mailles - réseau épais - mailles fermées.
forme	ellipsoïde allongé.
b/c	> 1/2.
rp.	bourrelet variable, peu important.



X 400

TABLEAU XV
Pollens de Pins × 400

Pinus	*attenuata* = *tuberculata* GORDON.
éch.	H. du M. Ca ifornie - Les Barres, Mai 1947.
T.	56,5 µ.
fcg.	ellipsoïde allongé.
C.	peu épaisse, réticulation fine.
B. ex.	Mailles du réseau irrégulières, grandes, souvent ouvertes.
forme	globuleux.
b/c	1/2.
rp.	bourrelet très peu accentué.

Pinus *Ayacahuite* Ehrenberg.
éch. H. du M. - Mexique 2609 ;
T. 56 µ.
feg. ellipsoïde allongé.
C. très peu épaisse, mailles très nettes.
B. ex. mailles du réseau assez petites.
forme globuleux.
b/c $\geqslant$ 1/2.
rp. bourrelet peu accentué.

Pinus *Balfouriana* Engelm.
éch. H. du M. Californie 1513.
T. 46 µ.
feg. subsphérique.
C. assez épaisse.
B. ex. mailles irrégulières.
forme globuleux.
b/c $\geqslant$ 1/2.
rp. léger bourrelet.

Pinus *Banksiana* Lambert.
éch. Les Barres, Mai 1947.
T. 43,5 µ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. réseau très fin - peu épaisse.
B. ex. mailles petites, ouvertes.
forme globuleux.
b/c $\geqslant$ 1/2
rp. léger bourrelet.

Pinus *Brutia* Elw. et Henry.
éch. H. du M. - Plantes de Crête, 7847 - Anatolie Orientale 2853.
T. 54 µ.
feg. ellipsoïde allongé.
C. réseau fin - assez épaisse.
B. ex. mailles petites, régulières.
forme globuleux.
b/c $<$ 1/2
rp. bourrelet très net.

Pinus *Bungeana* Zuccarini.
éch. H. du M. Changhaï 85 - Les Barres, Mai 1947 - Verrières-le-Buisson, avril 1947.
T. 51 µ.
feg. ellipsoïde allongé.
C. épaisse, exine finement réticulée.
B. ex. mailles grandes, parfois ouvertes - mesexine importante.
forme globuleux, légèrement allongé.
b/c $>$ 1/2.
rp. bourrelet très marqué chez certains grains.

Pinus caribaea MORELET.

éch.	H. du M. Floride 2651.
T.	48,5 µ.
feg.	ellipsoïde légèrement allongé.
C	peu épaisse.
B. ex.	réseau régulier, mailles grandes.
forme	globuleux.
b/c	< 1/2.
rp.	bourrelet très marqué.

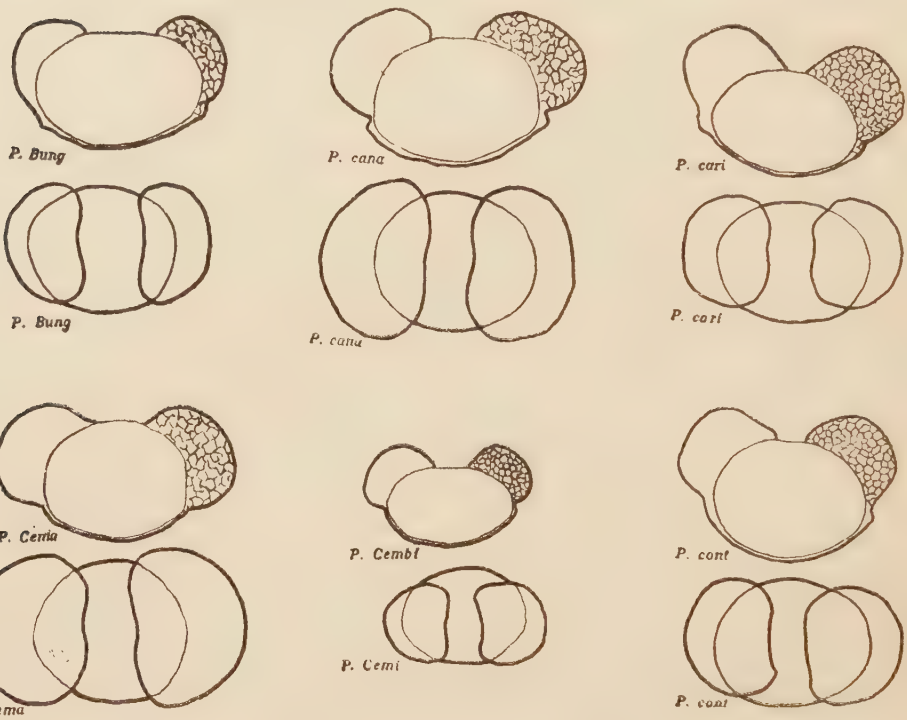


TABLEAU XVI
Pollens de Pins × 400

Pinus Cembra L.

éch.	Les Barres, Mai 1947 - REICHENBACH 725. H. du M.
T.	48,5 µ.
feg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	assez épaisse, réseau régulier avec quelques très petites boursoufflures.
B. ex.	réseau régulier à mailles grandes. Parfois ouvertes.
forme	globuleux.
b/c	> 1/2.
rp.	bourrelet en général assez peu marqué.

Pinus cembroides ZUCCARINI.

éch.	H. du M. - Arizona (Rincon Mountain).
T.	41 µ.

fcg.	ellipsoïde allongé.
C.	peu épaisse.
B. ex.	réseau à mailles régulières, assez fines.
forme	emboîtant.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet marqué.

Pinus *contorta* Douglas.

éch.	Les Barres, mai 1947 - Jouéou, 16 mai 1947.
T.	49,5 µ.
fcg.	ellipsoïde légèrement allongé.
C.	calotte épaisse, réticulation fine.
B. ex.	mailles moyennes, fermées.
forme	globuleux.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet très net, épais.

Pinus *contorta* var. *Murrayana* Engelmann.

éch.	H. du M. - Les Barres, mai 1947.
T.	50 µ.
fcg.	ellipsoïde aplati.
C.	calotte chagrinée - relativement lisse.
B. ex.	ballonnets à mailles nettes, assez grandes.
forme	globuleux.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet avec boursoufflures.

Pinus *Coulteri* Don voir *macrocarpa* Lindl.

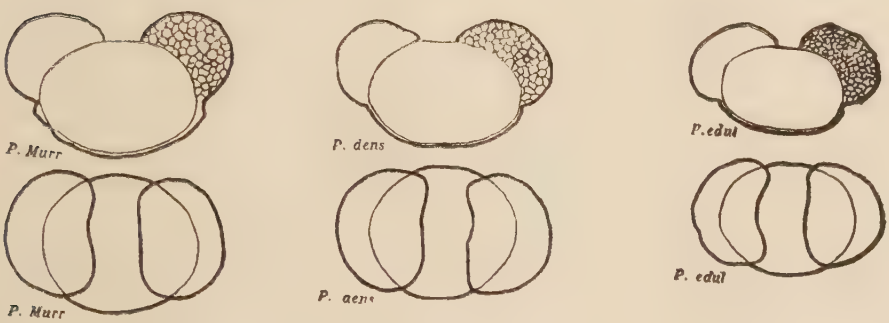


Tableau XVII
Pollens de Pins × 400

Pinus *densiflora* Siebold et Zuccarini.

éch.	Les Barres, Mai 1947 - var *umbraculifera* Chenault, Les Barres, Mai 1947.
T.	48,5 µ.
fcg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	
B. ex.	réseau régulier à mailles moyennes.
forme	globuleux.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet marqué dans certains grains.

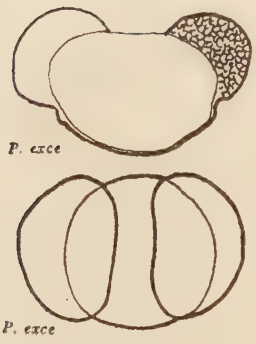
Pinus *edulis* Engelmann.

éch.	H. du M. - Santa Catalina.
T.	41 µ.
fcg.	ellipsoïde assez peu allongé, ballonnets peu épais.
C.	peu épaisse.

B. ex. réseau à mailles fines.
forme emboîtant.
b/c $< 1/2$.
rp. bourrelet peu marqué.

Pinus excelsa WALLICH.
éch. H. du M., Himalaya - Jardin des Plantes de Paris.
T. 51 µ.
fcg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse, petites boursoufflures.
B. ex. mailles petites, réseau très irrégulier.
forme ellipsoïde.
b/c $< 1/2$.
rp. bourrelet marqué.

Pinus flexilis JAMES.
éch. H. du M. - S.W. Colorado - Les Barres, mai 1947.
T. 48 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. fine réticulation.
B. ex. mailles parfois ouvertes.
forme ellipsoïde.
b/c $> 1/2$.
rp.



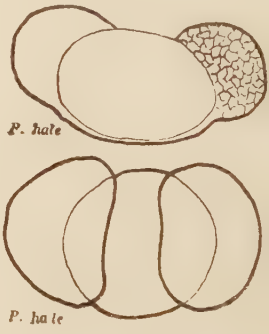


TABLEAU XVIII
Pollens de Pins × 400

Pinus Gerardiana WALLICH.
éch. H. du M. - Indes Orientales 1314.
T. 54 µ.
fcg. subsphérique.
C peu épaisse, en continuité absolue avec les ballonnets. Les ornementations de la calotte sont à peine plus fines que celles des ballonnets.
B. ex. réseau régulier, mailles fines.
forme emboîtant (v. p. 66, Tab. XIV, fig. 5.)
b/c $> 1/2$.
rp. bourrelet à peine marqué.

Pinus halepensis MILLER.
éch. H. du M., GANDOGER 7847.
T. 54 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. peu épaisse, réseau à petites mailles.

B. ex. grandes mailles, parfois ouvertes.
forme globuleux, ballonnets très détachés du corps du grain.
b/c $\leqslant$ 1/2.
rp. bourrelet $\pm$ net.

Pinus Holfordiana Jack.
éch. Verrières-le-Buisson.
T. 54 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, réseau fin.
B. ex. mailles petites.
forme ellipsoïde allongé.
b/c $<$ 1/2.
rp. bourrelet net.

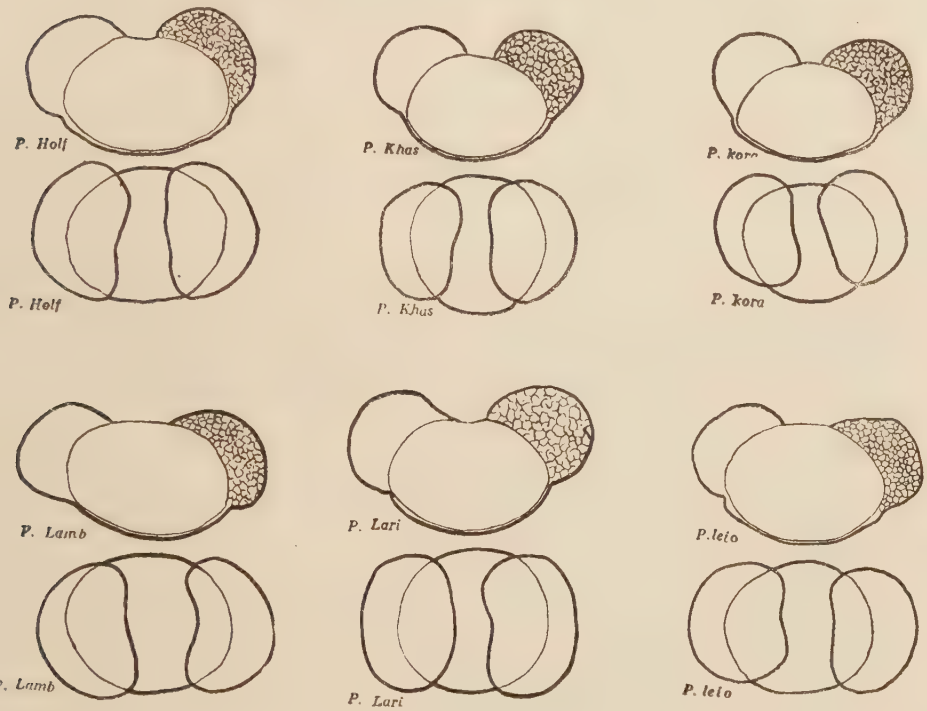


Tableau XIX
Pollens de Pins × 400

Pinus Khasya Royle = *insularis* Endlicher.
écn. H. du M., 6390, Manille - H. du M. Indochine, Leconte et Finet 1511.
T. 51 µ.
fcg. ellipsoïde aplati.
C. assez épaisse, petites boursoufflures.
B. ex. réseau irrégulier à mailles moyennes, ouvertes.
forme ellipsoïde.
b/c $<$ 1/2.
rp. bourrelet net, assez important.

Pinus koraiensis Siebold et Zuccarini.

éch.	Les Barres, mai 1947 - H. du M. Corée 199.
T.	46,5 µ.
feg.	ellipsoïde aplati.
C.	mince.
B. ex.	mailles petites, réseau irrégulier.
forme	
b/c	< 1/2.
rp.	bourrelet variable.

Pinus Krempfii Lecomte.

éch.	H. du M., Indochine.
T.	48 µ.
feg.	ellipsoïde légèrement allongé.
C.	assez épaisse.

Je n'ai pu examiner que deux pollens de cette espèce, l'un d'eux ressemble à un pollen de *Pinus Khasya*, l'autre, à sac à air unique, marque vraisemblablement l'origine hybride de l'espèce.

Pinus Lambertiana Douglas.

éch.	H. du M. Mountain East of San Diego.
T.	62.5 µ.
feg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	épaisse.
B. ex.	réseau mince, à mailles petites.
forme	ellipsoïde.
b/c	< 1/2.
rp.	bourrelet net.

Pinus Laricio Poiret.

Les grains de pollen ne sont pas toujours comparables d'une préparation à l'autre. Nombreux sont les grains qui paraissent provenir d'hybrides ; je m'en tiendrai donc à la description d'un type moyen.

éch.	Les Barres, mai 1947 - Verrières-le-Buisson-Châteauroux var. *Salzmanni* - H. du M. var. *nigricans*, Autriche 1655 var. *austriaca*, Tratt Autriche N° 2017.
T.	54 µ.
feg.	ellipsoïde aplati.
C.	assez épaisse, à petites boursoufflures.
B. ex.	réseau fin, mailles grandes, souvent ouvertes.
forme	ellipsoïde allongé.
b/c	< 1/2.
rp.	bourrelet marqué.

Pinus leiophylla Schlechtendal et Chamisso.

éch.	P.L. Scheide et Deppe Mexique 8182. H. du M.
T.	51 µ.
feg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	peu épaisse, réticulations fines.
B. ex.	réseau à petites mailles.
forme	globuleux.
b/c	< 1/2.
rp.	bourrelet net.

Pinus leucodermis Antoine.

éch.	Les Barres, mai 1947, Verrières-le-Buisson, avril 1947.
T.	46 µ.
feg.	ellipsoïde aplati.
C.	assez épaisse, petites boursoufflures.
B. ex.	réseau très net, mailles assez grandes et irrégulières,
forme	ellipsoïde légèrement allongé.
b/c	< 1/2.
rp.	léger bourrelet.

Pinus *leucosperma*, Maxim.
éch. Les Barres, mai 1947.
T. 48 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. petites boursoufflures, peu épaisse.
B. ex. réseau lâche à mailles moyennes parfois ouvertes.
b/c < 1/2.
forme globuleux.
rp. bourrelet formé de boursoufflures accentuées.

Pinus *longifolia* Rox.
éch. H. du M., Indes Orientales.
T. 54,5 µ.
fcg.
C. peu épaisse.
B. ex. mailles irrégulières, grandes, parfois ouvertes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c > 1/2.
rp. léger bourrelet.

Pinus *macrocarpa* Lindley = *Coulteri* Don.
éch. H. du M., Verrières-le-Buisson.
T. 61,5 µ.
fcg. ellipsoïde allongé. C. épaisse, réseau très fin.
B. ex. grandes mailles, mailles souvent ouvertes.
forme globuleux.
b/c > 1/2.
rp. bourrelet peu marqué.

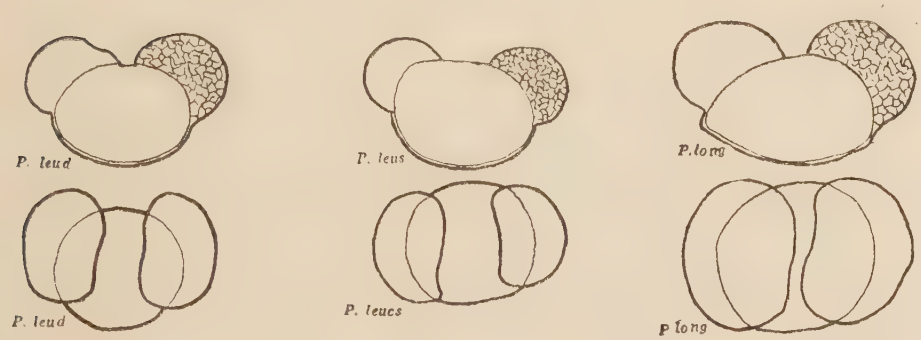


Tableau XX
Pollens de Pins × 400

Pinus *maritima* Lamk. = *Pinaster* Solander.
éch. Les Barres, mai 1947. var. *acutisquamma* Boiss. Portugal 2261.
T. 68 µ.
fcg. subsphérique.
C. assez épaisse, réseau fin.
B. ex. réseau nettement marqué, mailles grandes, irrégulières, parfois ouvertes.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus *mesogeensis* Fieschi et Gaussen.
éch. Herbier de Toulouse, *maritima* Lamk, Moyen Atlas 485 - *Pinaster* Canaries 1395.
T. 72 µ.
fcg. ellipsoïde aplati.
C. assez épaisse, réseau fin.
B. ex. réseau net, à mailles grandes et irrégulières.
forme ellipsoïde légèrement allongé.
b/c < 1/2.
rp. léger bourrelet.

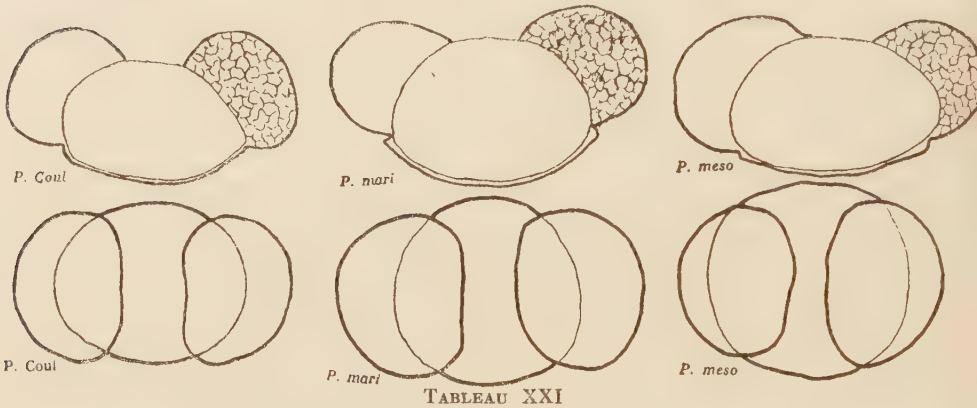


Tableau XXI
Pollens de Pins × 400

Pinus *Massoniana* Lambert.
éch. H. du M., Chine 1147, Les Barres, mai 1947.
T. 45 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. mince.
B. ex. réseau à mailles très nettes, entières et fines.
forme ellipsoïde légèrement allongé.
b/c < 1/2.
rp. léger bourrelet.

Pinus *Merkusii* Jungh et de Vries.
éch. H. du M., Philippines.
T. 51 µ.
fcg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. réseau superficiel net.
forme ellipsoïde aplati.
b/c < 1/2.
rp.

Pinus *Montezumae* Lambert.
éch. H. du M., Stade of Vera Cruz, Pringle 8090.
T. 46 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. petites boursoufflures fines sur les bords.
B. ex. réseau fin et grandes mailles.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet très marqué.

Pinus *Mughus* Willk.
éch. H. du M. - Les Barres, mai 1947.
T. 46 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. réseau à mailles moins grandes que *uncinata* et *Pumilio*.
forme globuleux (ellipsoïde légèrement aplati).
b/c = 1/2.
rp. bourrelet variable.

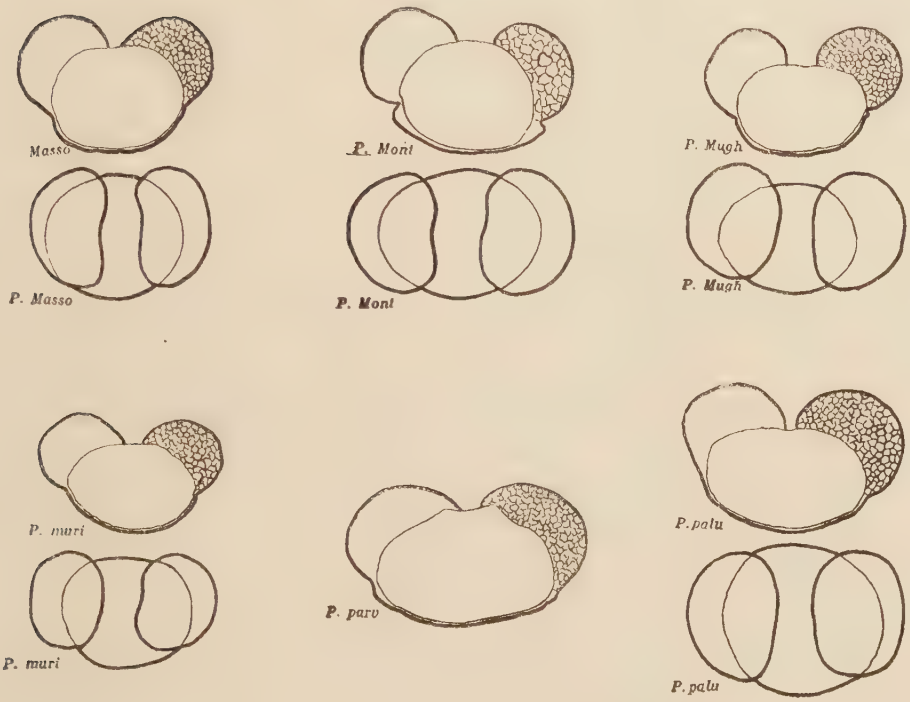


Tableau XXII
Pollens de Pins × 400

Pinus *muricata* D. Don.
éch. H. du M. 735, Les Barres, mai 1947.
T. 45 µ.
fcg. ellipsoïde peu allongé.
C. réticulations fines, petites boursoufflures.
B. ex. réseau nettement visible, mailles fines.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet variable.

Pinus palustris Miller.
éch. H. du M., Jacksonville Floride 4525. 2650.
T. 48,5 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse, à réticulations fines.
B. ex. réseau net, mailles moyennes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet plus ou moins important.

Pinus Parryana Engelman.
éch. H. du M. 2139.
T. 60 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, réticulation fine.
B. ex. réseau superficiel net, mailles irrégulières, parfois ouvertes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet très peu important.

Pinus parviflora Siebold et Zuccarini.
éch. Les Barres, mai 1947 - Japon 759.
T. 58 µ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. peu épaisse, à réticulations fines, mais visibles.
B. ex. réseau superficiel très net, mailles parfois ouvertes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus patula Schiede et Deppe.
éch. H. du M. Mexique, Cordillière de Vera Cruz.
T. 43,5 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse, petites boursoufflures.
B. ex. réseau à mailles régulières, moyennes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet très net.

Pinus Peuce Grisebach.
éch. H. du M. 130, Roumélie Orientale - Les Barres, mai 1947.
T. 59 µ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. mince, réseau fin.
B. ex. réseau superficiel très net, mailles fermées.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus Pinea L.
éch. H. du M., Espagne 450 - 1395.
T. 58 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. mince.
B. ex. mailles fermées et petites.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus ponderosa Douglas.

éch.	H. du M., New-York 929 - Les Barres, mai 1947 - Verrières-le-Buisson, avril 1947.
T.	61 µ.
fcg.	ellipsoïde légèrement allongé.
C.	peu épaisse, petites boursoufflures.
B. ex.	réseau superficiel assez net, mailles irrégulières, ouvertes.
forme	ellipsoïde allongé.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet marqué.

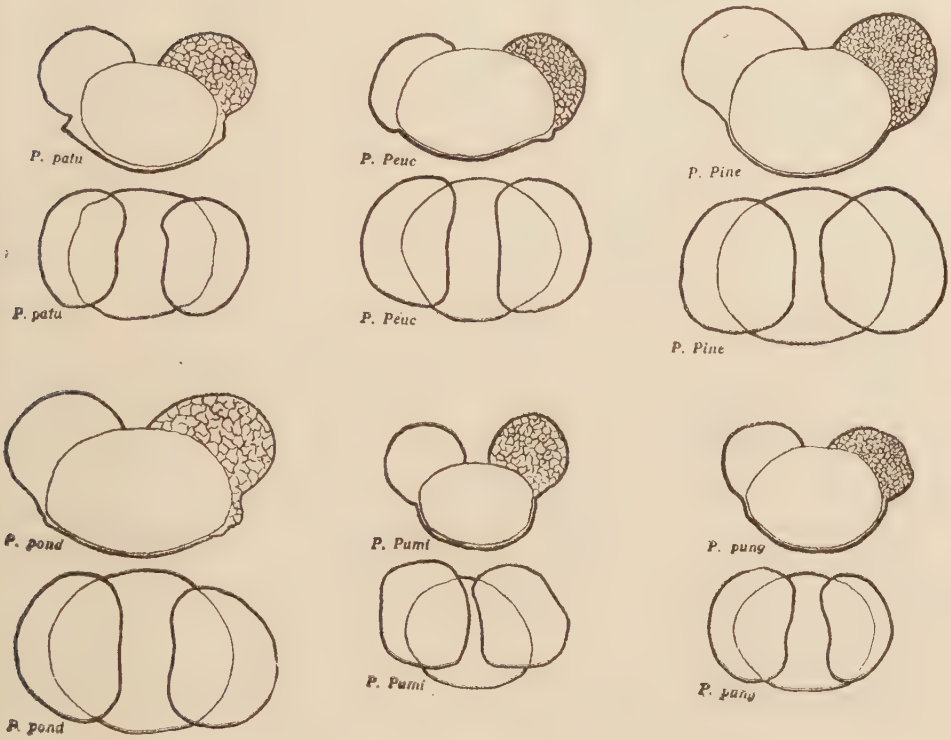


Tableau XXIII
Pollens de Pins × 400

Pinus Pumilio Willkomm.

éch.	H. du M. - Les Barres, mai 1947.
T.	46 µ.
fcg.	ellipsoïde aplati.
C.	peu épaisse.
B. ex.	réseau net, grandes mailles, parfois ouvertes.
forme	ellipsoïde très peu allongé.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet en général peu important.

Pinus pungens LAMBERT.
éch. Les Barres, mai 1947.
T. 48 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. mince.
B. ex. mailles petites, parfois ouvertes.
forme ellipsoïde légèrement allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet variable.

Pinus radiata, D. DON.
éch. H. du M., Californie 108 - Verrières-le-Buisson.
T. 52 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. mailles grandes, parfois ouvertes.
forme ellipsoïde peu allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet peu marqué.

Pinus resinosa AIT. SOLANDER.
éch. H. du M. - Amérique Septentrionale.
T. 48 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. mailles grandes, parfois ouvertes.
forme ellipsoïde peu allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet peu marqué.

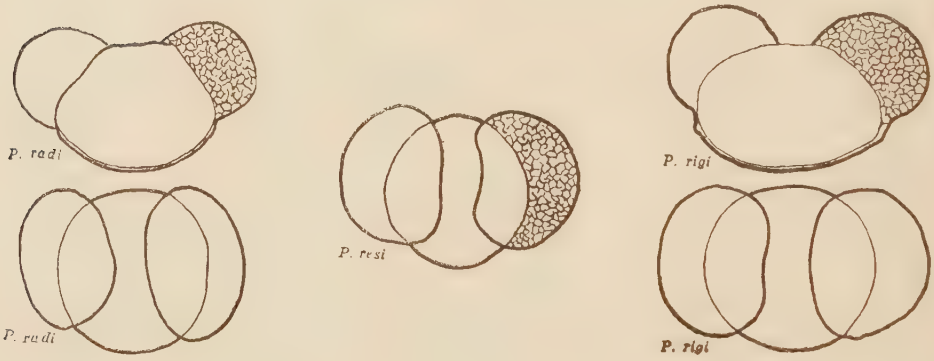


TABLEAU XXIV
Pollens de Pins × 400

Pinus rigida MILLER.
éch. H. du M., Les Barres, mai 1947.
T. 59 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse, légèrement boursoufflée.
B. ex. mailles moyennes, parfois ouvertes.
forme globuleux.
b/c > 1/2.
rp. bourrelet plus ou moins variable.

Pinus *Sabiniana* Douglas.
éch. H. du M. Mts Diabolo Californie 129.
T. 62,5 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse.
B. ex. mailles assez grandes, irrégulières.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

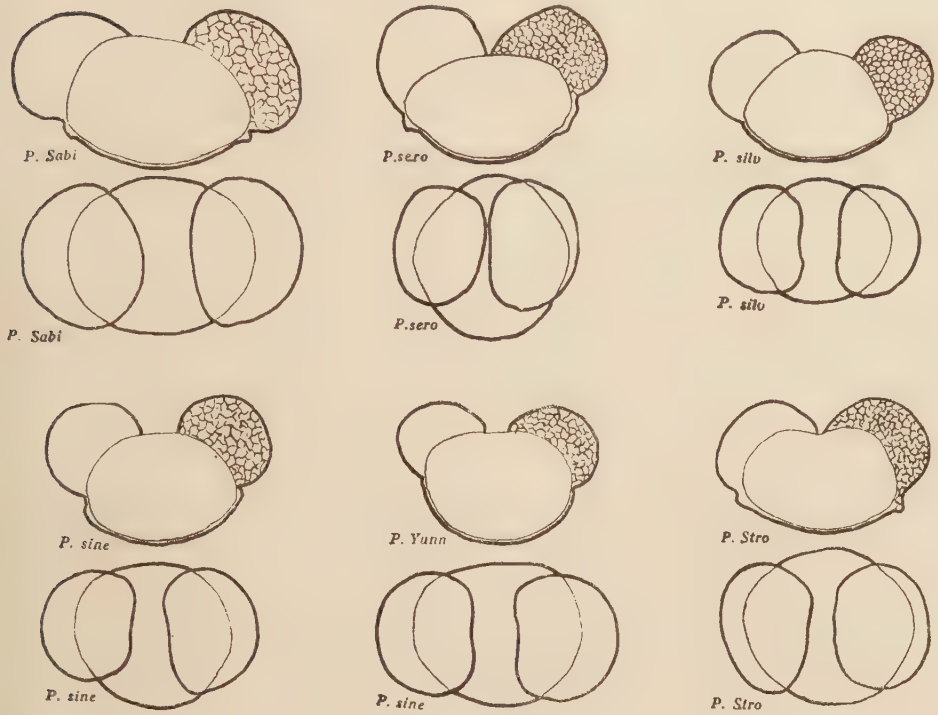


Tableau XXV
Pollens de Pins × 400

Pinus *serotina* Michaux.
éch. H. du M., Caroline du Sud.
T. 51 µ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. peu épaisse, quelques boursoufflures.
B. ex. réseau net, mailles moyennes, souvent ouvertes.
forme globuleux.
b/c > 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus *silvestris* L.
éch. Forêt de la Matte, Capcir (Pyrénées-Orientales).
H. du M. var *mongolica* Mandchourie N° 55.

H. du M. var. *siberica*, Monts Altaï. Très nombreux hybrides.

T. très variable, de 40 à 51 μ pour les grains d'aspect normal.

fcg. ellipsoïde aplati.

C. épaisse, non boursoufflée.

B. ex. réseau régulier à mailles moyennes.

forme subsphérique.

b/c < 1/2.

rp. marquée.

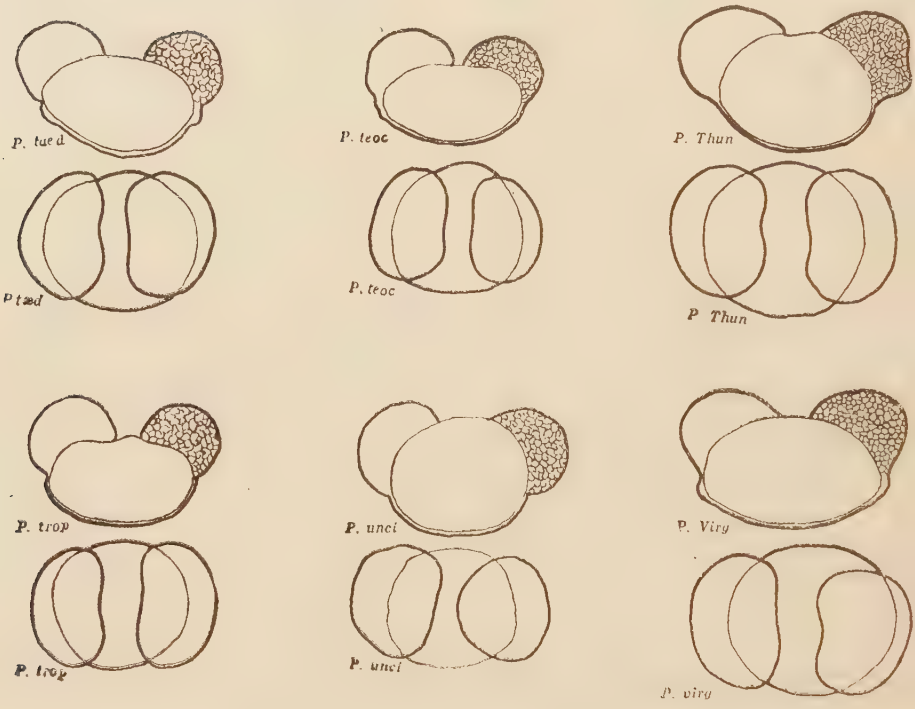


TABLEAU XXVI

Pollens de Pins × 400

Pinus sinensis MAYR. = *tabulæformis* CARRIÈRE.

éch. plusieurs échantillons, Les Barres — H. du M., S. var. *Yunnanensis*, Chine 569.

D'une façon générale les échantillons de *Pinus sinensis* récoltés en arboretum sont de formes très variables lorsqu'ils ne présentent pas

de malformations. Je décrirai ici la variété *Yunnanensis*, provenant de Chine, H. du M., N° 569.

T. 50 µ.
feg. variable, en général ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse, légèrement boursoufflée.
B. ex. réseau superficiel net, mailles grandes, de formes très irrégulières.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus Strobus L.

éch. H. du M., Essex County, Massachusetts.
T. 56 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. très peu épaisse.
B. ex. réseau superficiel épais, mailles moyennes, parfois ouvertes.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet très marqué.

Pinus Taeda L.

éch. H. du M. — Floride N° 4551.
T. 49 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. réseau net, mailles irrégulières.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet marqué.

Pinus Teocote Schl. et Cham.

éch. H. du M. — Mexique N° 9822.
T. 44 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. mailles irrégulières, assez grandes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet peu marqué.

Pinus Thunbergii Parlatore.

éch. Les Barres, mai 1947.
T. 56 µ.
feg. subsphérique.
C. peu épaisse, légèrement boursoufflée.
B ex. réseau épais, mailles irrégulières, plutôt petites.
forme ellipsoïde légèrement allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet peu marqué (quelques boursoufflures).

Pinus tropicalis Morelet.

éch. H. du M. — Cuba N° 3189.
T. 47 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. très peu épaisse.
B. ex. mailles très irrégulières, parfois ouvertes.
forme ellipsoïde allongé.
b/c < 1/2.
rp. bourrelet peu marqué.

Pinus uncinata RAMOND.

éch.	H. du M. Pyrénées Espagnoles N° 694. — Tourbières du Pinet. — Capcir (Pyrénées-Orientales).
T.	46 µ.
fcg.	subsphérique ou ellipsoïde légèrement aplati.
C.	peu épaisse, petites boursoufflures.
B ex.	mailles assez grandes, réticulations irrégulières.
forme	globuleux.
b/c	$> 1/2$.
rp.	bourrelet variable.

Pinus virginiana MILL. = *inops* SOLANDER.

éch.	H. du M., Winnipeg Valley — Les Barres, Mai 1947 Jouéou 16 mai 1947.
T.	54 µ.
fcg.	ellipsoïde aplati.
C.	mince à réseau fin.
B. ex.	mailles petites, fermées et régulières.
forme	globuleux.
b/c	$< 1/2$.
rp.	bourrelet marqué.

Après cette description des types classés par ordre alphabétique, il paraît utile de donner un tableau de détermination des principales espèces formant des peuplements en France.

On connait le grand intérêt de cette détermination dans l'étude des miels et pour les considérations de paléoclimatologie et de paléobotanique à l'aide des pollens conservés dans les tourbes ou les prairies tourbeuses.

Note. — Il est difficile de classer les formes des grains de pollen des Pins. Les préparations très homogènes sont assez rares, tout se passe comme si nous étions en présence d'une multitude de variétés différentes qui se croisent entre elles. Je réunis *P. uncinata, Pumilio* et *Mughus* sous le nom de *montana* car les pollens ne permettent pas de distinguer ces trois espèces pourtant distinctes.

On ne peut donc signaler que des tendances notamment pour différencier les pollens de *P. silvestris* et de *P. montana.* Chez *P. silvestris* le réseau superficiel des ballonnets a des mailles moyennes généralement fermées ; chez *P. montana,* le réseau est épais à mailles moyennes irrégulières, souvent ouvertes. D'autre part, chez *P. silvestris* typique, la forme du corps du grain, vu de profil, peut être assimilée à un pentagone curviligne dont deux côtés seraient, formés par la calotte, un par la zone germinale et deux par les deux côtés du grain.

Tableau de détermination des pollens des principales espèces de Pins formant des peuplements en France

Corps du grain en forme d'ellipsoïde légèrement allongé	Ballonnets globuleux à mailles assez petites, type I ; bourrelet à la racine proximale Taille moyenne 58 µ .	*P. Pinea*
Corps du grain en forme d'ellipsoïde aplati	En vue distale la surface du ballonnet est inférieure à la moitié de la surface du corps du grain. Ballonnets à mailles grandes, irrégulières souvent ouvertes. Taille moyenne 54 µ .	*P. Laricio*
id.	Ballonnets à mailles assez grandes, irrégulières, souvent ouvertes. Taille moyenne 46 µ .	*P. uncinata* *P. Pumilio* *P. Mughus*
id.	En vue distale la surface du ballonnet est égale ou supérieure à la surface du corps du grain. Ballonnets à grandes mailles souvent ouvertes. Taille moyenne 54 µ .	*P. halepensis*
id.	Ballonnets à réseau régulier, grandes mailles parfois ouvertes. Taille moyenne 48,5 µ	*P. Cembra*
Corps du grain subpentagonal en vue de profil	Ballonnets à mailles grandes, irrégulières. Taille moyenne 68 µ .	*P. maritima*
id.	Taille moyenne 72 µ .	*P. mesogeensis*
id.	Ballonnets à réseau régulier à mailles moyennes. Taille moyenne 40 à 51 µ	*P. silvestris*

Essai de classification des Pins d'après leurs grains de pollen

J'ai essayé de grouper les pollens des Pins d'après leur ressemblance, il eût été trop ambitieux d'entreprendre une classification phylogénique en se basant uniquement sur les caractères des pollens. Il faut que le groupement phylogénique qu'on obtient par la considération de l'ensemble des caractères ne soit pas en opposition avec les données polliniques, mais celles-ci ne suffisent pas pour établir solidement un tel groupement. Dans deux phylums différents, on peut avoir un même type de pollen qui correspond à une même étape de l'évolution générale des phylums.

Les espèces des deux sous-genres *Haplopinus* et *Diplopinus* se classent en général dans des groupes différents ; toutefois certains groupes qui comprennent des espèces des deux sous-genres, semblent particulièrement homogènes: ainsi, *P. muricata* et *P. Teocote* sont à rapprocher du groupe de *P. cembroides* ; *P. Cembra* et *P. Armandi* ressemblent au groupe de *P. halepensis*. Cette difficulté étant signalée, je voudrais insister sur le fait que les groupes que j'ai séparés n'ont pas la valeur des groupes ou sections indiqués par Shaw, Pilger, Martinez, Rehder..., il s'agit simplement de groupes de Pins dont les pollens se ressemblent. Pour plus de commodité j'étudierai les groupes que j'ai pu séparer à l'intérieur des grandes divisions géographiques.

HAPLOPINUS

Groupe Mexicano-Californien

1) Groupe de *Pinus cembroides*.

Ce groupe comprend des Pins à pollens très petits, et dont le système anémochorique occupe, sur des grains turgescents, un volume bien inférieur à celui du corps du grain. Les ballonnets sont emboîtants et portent de petites mailles du type I (v. Tabl. III, fig. 9).

P. cembroides, P. edulis, P. Balfouriana (v. Tabl. XXVII).

2) Groupe de *Pinus Ayacahuite*.

Les pollens sont de grande taille, les ballonnets emboîtants sont relativement petits par rapport au corps du grain, ils portent une réticulation à mailles fines ; ce groupe est très homogène.

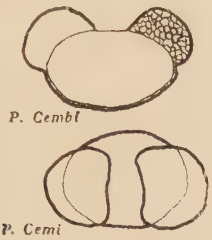
P. Ayacahuite, P. Lambertiana, P. Holfordiana (v. Tabl. XXVII).

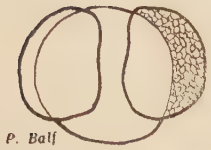
Groupe d'Amérique du Nord

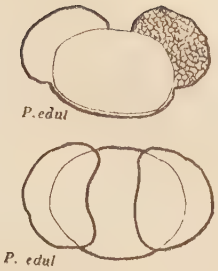
Groupe de *Pinus Strobus*.

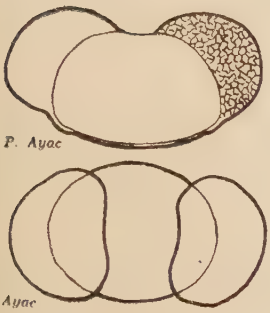
Les pollens sont de grande taille, les ballonnets ont des mailles moyennes parfois ouvertes; la crête marginale est nette. (Les pollens de ce groupe semblent présenter ds affinités avec ceux du groupe de *P. excelsa*).

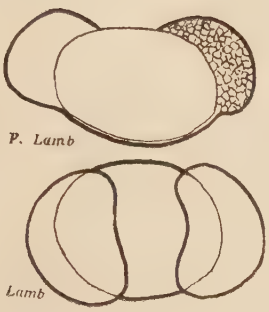
P. Strobus, P. flexilis (v. Tabl. XXVII).

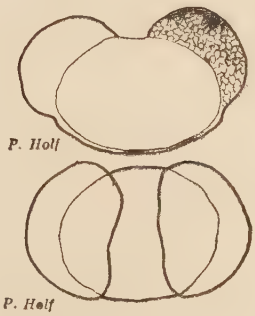


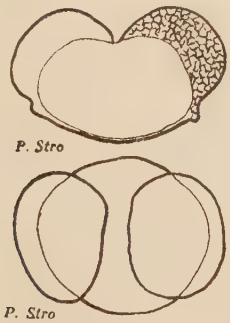












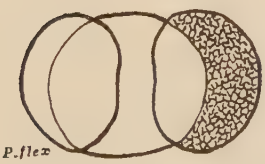


TABLEAU XXVII

Groupe Japonais

Groupe de *Pinus parviflora*.

Les pollens sont de grande taille, la crête marginale est nette.

P. parviflora.

Groupes de l'Ancien Continent

1) Groupe de *Pinus koraiensis*.

Pollens petits, mailles des ballonnets petites, non fermées.

P. Koraiensis.

2) Groupe de *Pinus Cembra*.

Les pollens des Pins de ce groupe ressemblent à ceux du gro de *P. halepensis*. Ce groupe est remarquable par le volume très imp tant des ballonnets, les mailles des ballonnets sont grandes et du t 2 (v. Tab. III, fig. 8).

P. Cembra, P. Armandi (v. Tabl. XXVIII).

3) Groupe de *Pinus Gerardiana*.

Les pollens sont d'assez grande taille, les ballonnets sont emb tants et portent des mailles moyennes du type 2. La structure de l'e mésexine mise à part, les pollens de ce groupe, surtout ceux de *P. rardiana*, ressemblent aux grains de pollen des Cèdres.

P. Gerardiana, P. Bugeana.

4) Groupe de *Pinus excelsa*.

Ces grains sont de grande taille, les ballonnets portent de pet mailles ; la crête marginale est assez développée.

P. excelsa, P. Peuce (v. Tabl. XXVIII).

DIPLOPINUS

Groupes Mexicano-Californien

1) Groupe de *Pinus Teocote*.

Ces grains sont petits, à ballonnets peu volumineux.

P. Teocote, P. muricata (v. Tabl. XXVIII).

2) Groupe de *Pinus leiophylla*.

Ces grains sont de taille moyenne. Les ballonnets ont de pet mailles.

P. leiophylla.

3) Groupe de *Pinus Taeda*.

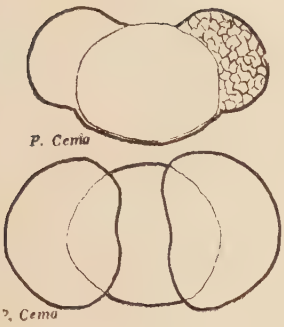
Les grains de taille moyenne ont des ballonnets globuleux, la c marginale est marquée. Ce groupe est très homogène.

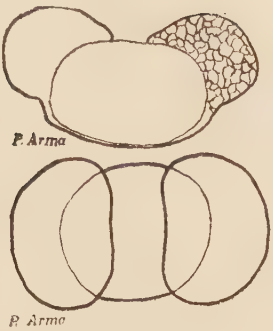
P. Taeda, P. patula, P. Montezumae, P. caribae (v. Tabl. XXIX)

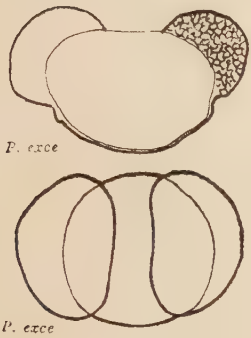
4) Groupe de *Pinus Coulteri*.

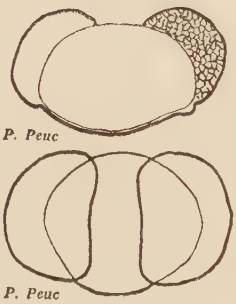
Les grains sont de grande taille ; les ballonnets volumineux port un réseau à grandes mailles souvent ouvertes. La crête marginale plus ou moins marquée.

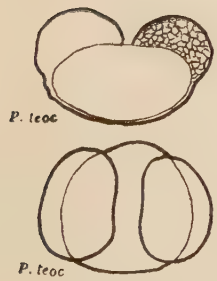
P. Coulteri, P. Sabiniana, P. attenuata, P. ponderosa (v. Tabl. XX











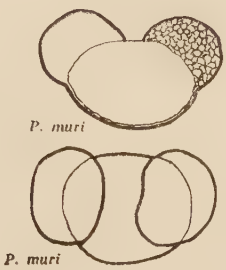


Tableau XXVIII

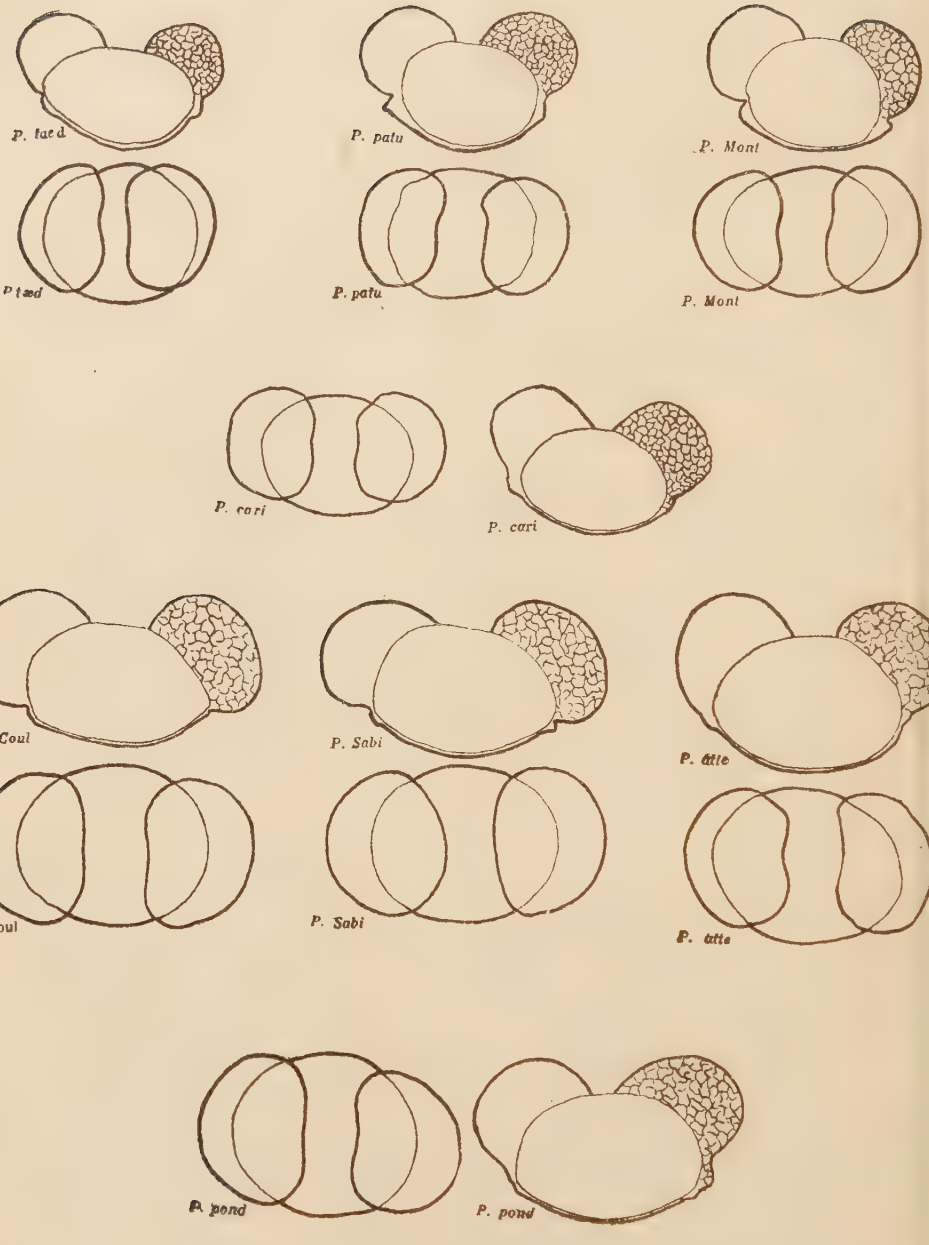
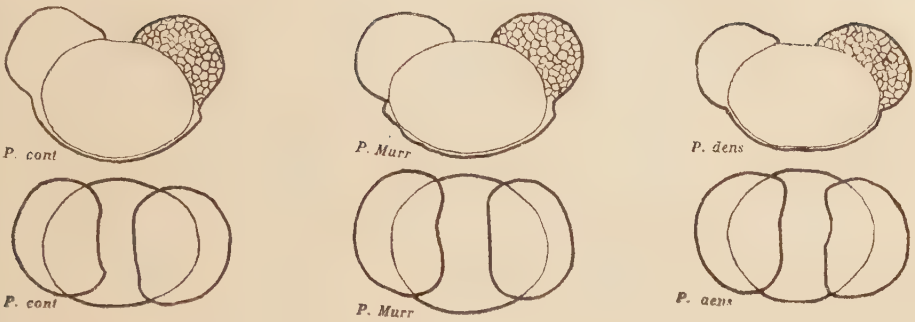
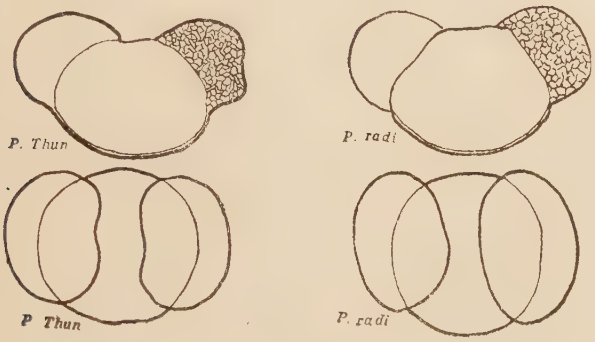


TABLEAU XXIX


P. cont
P. cont
P. Murr
P. Murr
P. dens
P. aens


P. Thun
P Thun
P. radi
P. radi

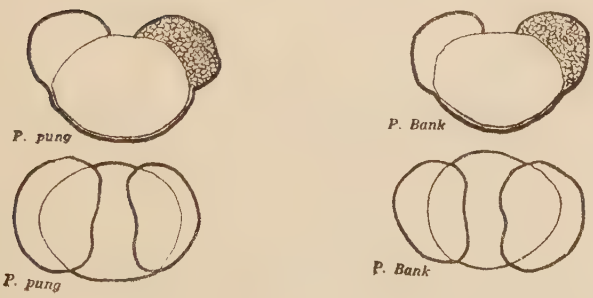

P. pung
P. pung
P. Bank
P. Bank

TABLEAU XXX

Groupe Circumpacifique

Groupe de *Pinus contorta*.

Pollens de taille moyenne ; les ballonnets portent de petites mailles ; la crête marginale est très développée dans certaines espèces.

P. contorta, P. murrayana, P. densiflora, P. Thumbergii, P. radiata
P. virginiana semble apparenté à ce groupe (v. Tabl. XXX).

Groupes de l'Amérique du Nord

1) Groupe de *Pinus pungens*.

a) Les grains sont petits; les mailles des ballonnets sont ouvertes et petites.
P. pungens, P. Banksiana (v. Tabl. XXX).

b) mailles très irrégulières.
P. tropicalis.

2) Groupe de *Pinus rigida*.

Les pollens sont de grande taille; les ballonnets portent des mailles moyennes, souvent ouvertes ; la crête marginale est plus ou moins apparente.
P. rigida, P. serotina, P. resinosa, P. palustris (v. Tabl. XXXI)

Groupes de l'Ancien Continent

1) Groupe de *Pinus silvestris*.

Les pollens sont petits, les ballonnets très détachés du corps du grain portent des mailles moyennes, non toujours fermées.

P. silvestris, P. leucodermis, P. uncinata, P. Mughus, P. Pumilio (v. Tabl. XXXI).

2) Groupe de *Pinus sinensis*.

Il n'est pas exclu que ce groupe ait quelque affinité avec le précédent. Les pollens sont petits; les ballonnets portent des mailles petites non fermées.

P. sinensis, P. yunnanensis, P. leucosperma, P. Massoniana, P. Khasia (v. Tabl. XXXII).

3) Groupe de *Pinus Pinea*.

Les pollens sont de taille moyenne, les ballonnets globuleux à petites mailles.

P. Pinea.

4) Groupe de *Pinus Laricio*.

Les pollens sont de taille moyenne; les ballonnets portent de grandes mailles irrégulières.

P. Laricio.

5) Groupe de *Pinus halepensis*.

Les pollens sont assez gros et les ballonnets très volumineux ; les mailles des ballonnets sont grandes et non toujours fermées.

P. halepensis, P. Brutia, P. canariensis, P. longifolia (v. Tabl. XXXII).

6) Groupe de *Pinus maritima*.

Les grains sont de très grande taille, les ballonnets volumineux portent de grandes mailles.

P. maritima, P. mesogeensis (v. Tabl. XXXII).

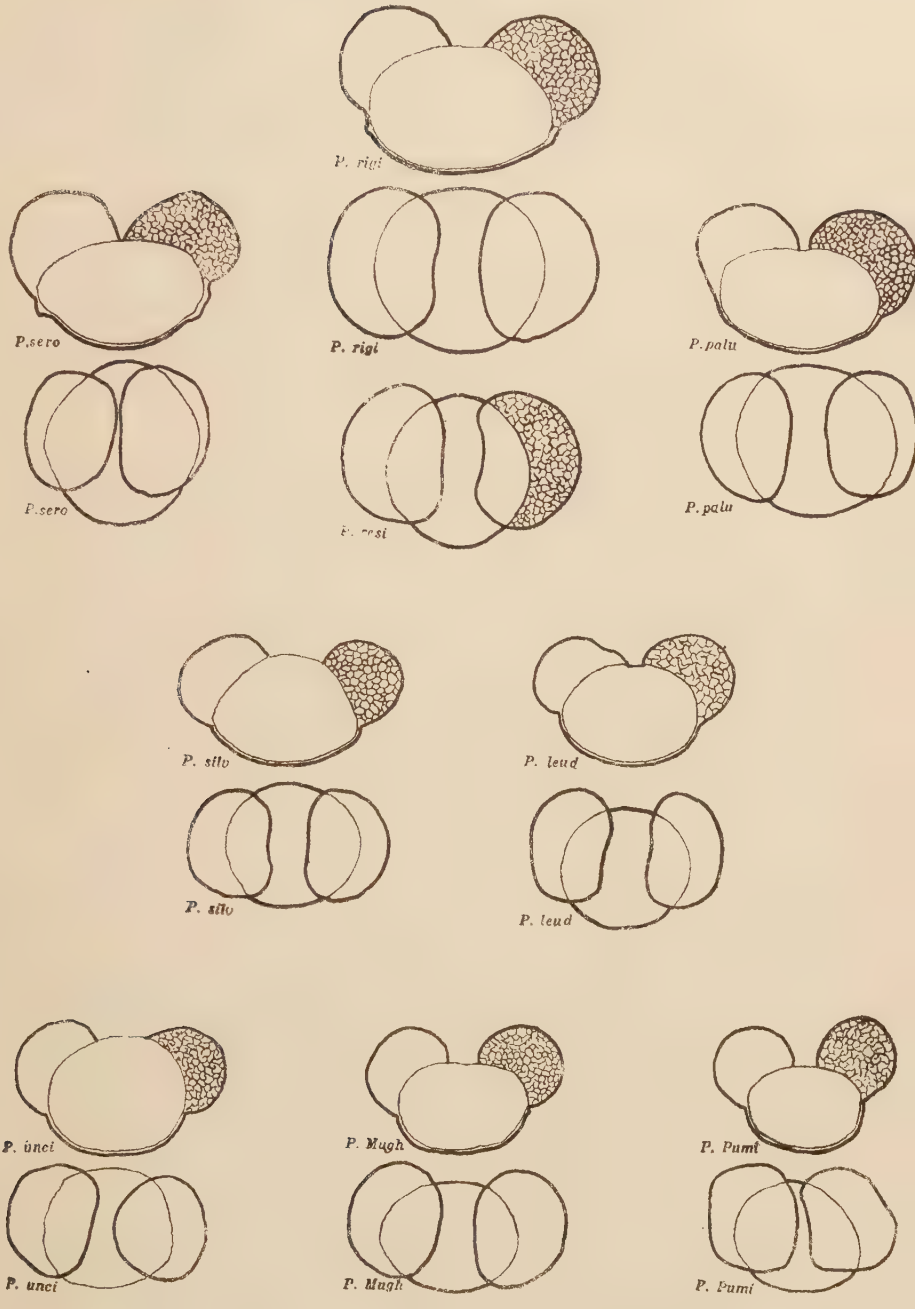
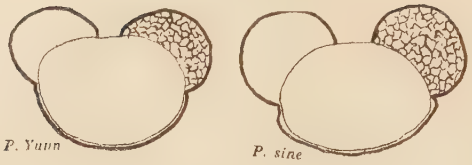
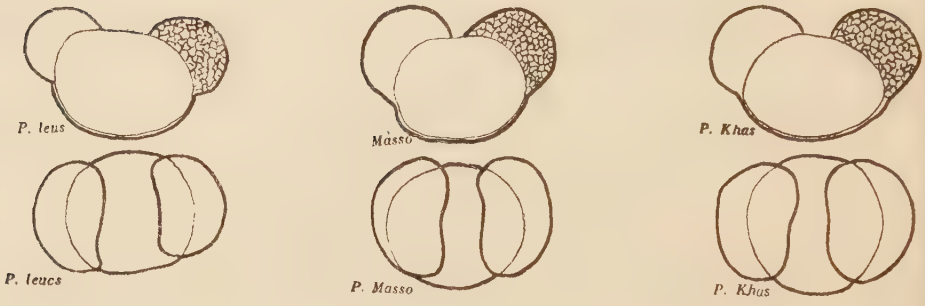
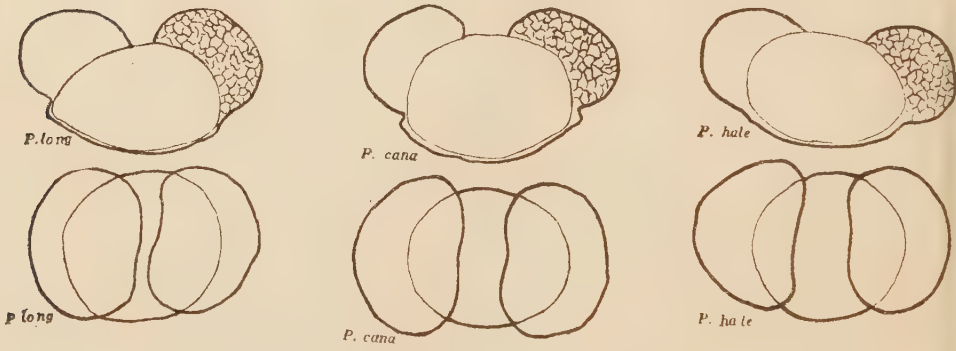


TABLEAU XXXI







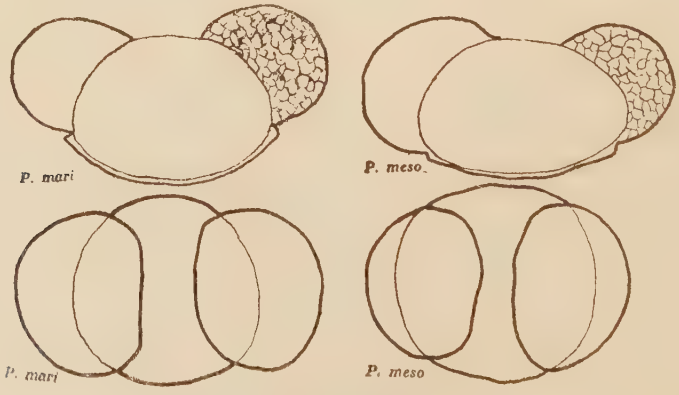


TABLEAU XXXII

Il est très délicat de tirer de cette étude des conclusions phylogéniques.

J'ai déjà dit que l'augmentation de taille des pollens correspond au sens de l'évolution ; il en résulte que, chez les Pins, des espèces comme *P. Coulteri, P. maritima, P. Ayacahuite, P. Gerardiana* sont évoluées. Cette façon de voir appelle diverses remarques.

Dans le cas de *P. Coulteri* on est frappé par la longueur des aiguilles et surtout par le cône énorme dont certaines écailles se recourbent en crochet ; il est possible que l'on soit en présence d'un phénomène de gigantisme caractéristique d'une fin de phylum.

J'ai déjà attiré l'attention sur le fait qu'à l'intérieur des genres, les caractères des pollens devaient être comparés avec circonspection ; des influences locales ont pu jouer et modifier les formes.

Le Pin maritime est une espèce méditerranéenne, or, les Sapins méditerranéens ont également un pollen très gros; serait-ce un caractère de phylum à rapprocher de l'exemple donné par F. Flous concernant les grands canaux résinifères foliaires des diverses espèces d'*Abies*, de *Picea*, de *Pseudotsuga*, de *Tsuga* de la région japonaise et de la Sibérie Orientale ? J'ai également constaté que le groupe des Sapins méditerranéens possédait de très gros ballonnets; ce caractère se retrouve chez les Pins méditerranéens du groupe *Halepensis*.

Un certain parallélisme entre les pollens des Pins et des Sapins se retrouve également en Californie.

Le groupe de *P. cembroïdes* a des pollens dont les ballonnets sont petits par rapport au corps du grain, il en est de même dans le groupe de *Abies grandis*.

Le pollen d'*Abies shastensis* qui est californien est très gros et possède de gros ballonnets, les mêmes caractères se retrouvent chez *P. Coulteri*.

Ce parallélisme des caractères indique-t-il une parenté ? La réponse est incertaine.

Il est assez frappant que l'on assiste à une exubérance de croissance du grain de pollen dans quelques espèces de deux régions à climats voisins, la région Mexicano-Californienne et les bords de la Méditerranée. Cette augmentations considérable de taille est-elle l'indice d'un haut degré d'évolution ? Il semble difficile de répondre à cette question, mais on peut admettre que l'action du milieu sur les espèces puisse parfois devenir prépondérante et provoquer chez des genres différents des modifications identiques masquant ainsi les influences phylogéniques (voir tableau ci-dessous).

Quoiqu'il en soit, il semble intéressant de signaler que pour F. Flous, les gros cônes sont peu évolués. Or, les espèces à gros grains de pollen signalés plus haut, ont également de gros cônes.

Les sens d'évolution basés sur la taille des cônes doivent donc être revus.

Tableau récapitulatif
des quelques caractères communs aux pollens
des Pins et des Sapins méditerranéens et californiens

	BORDS DE LA MÉDITERRANÉE		RÉGION MEXICANO-CALIFORNIENNE	
	Gros grains, gros ballonnets.		Petits ballonnets par rapport au grain.	Gigantisme du pollen
Abies	cephalonica pectinata Pinsapo		concolor Lowiana grandis	shastensis
Pinus	maritima mesogeensis	halepensis Cembra Armandi canariensis longifolia	cembroides muricata edulis Teocote Balfouriana	Coulteri sabiniana attenuata

Rol (1932) a tiré de l'anatomie du bois une classification des Pins. Il est remarquable que des Pins des groupes *Haplopinus* et *Diplopinus* soient réunis dans la section *Parrya* qui comprend en effet *P. Gerardiana, P. monophylla, P. Jeffreyi* et *P. Pinea*. Je ne pense pas, d'après leurs pollens, pouvoir réunir ces différentes espèces, il n'en reste pas moins que les limites entre *Haplopinus* et *Diplopinus* semblent parfois conventionnelles. J'ai déjà attiré l'attention sur les ressemblances existant entre les grains de pollen de *P. Cembra*, de *P. Armandi* et ceux de *P. halepensis*.

On peut ajouter à cet exemple les deux suivants : *P. Teocote* et *P. muricata* (*Diplopinus*) ont des pollens en tous points comparables aux pollens des Pins du groupe *Cembroïdes* (*Haplopinus*).

Il en va de même des pollens de l'*Haplopinus P. Koraiensis* et du *Diplopinus P. Khasia*.

Il est en outre remarquable que les ballonnets emboîtants typiques ne se rencontrent que dans le groupe des *Haplopinus*.

Rol réunit *P. longifolia, P. canariensis* et *P. halepensis* dans la section *Sula*, les grains de pollen confirment tout à fait cette opinion qui est d'ailleurs en opposition avec celle de Pilger.

Le nombre des Pins cités par Pilger est supérieur à celui que j'ai pu étudier. D'autre part, j'ai, comme pour l'étude des Sapins et des Epicéas, réuni les groupes que j'avais obtenus dans les limites de vastes domaines géographiques. Cette façon de procéder m'a amené à disloquer les sections qui avaient été établies par Pilger. Il est bien évident qu'un grou-

pe semblable au groupe B de la section *Eupitys* de PILGER, comprenant entre autres *P. tropicalis*, *P. sinensis* et *P. Laricio* ne sera plus possible dans ma classification.

Je ne peux prendre parti ici pour aucune des classifications, l'étude des seuls grains de pollen étant insuffisante pour obtenir des certitudes en ce domaine.

LES POLLENS DES CEDRES

Les Cèdres ont des pollens à ballonnets de type particulier. Leur taille varie de 60 µ à 70 µ environ.

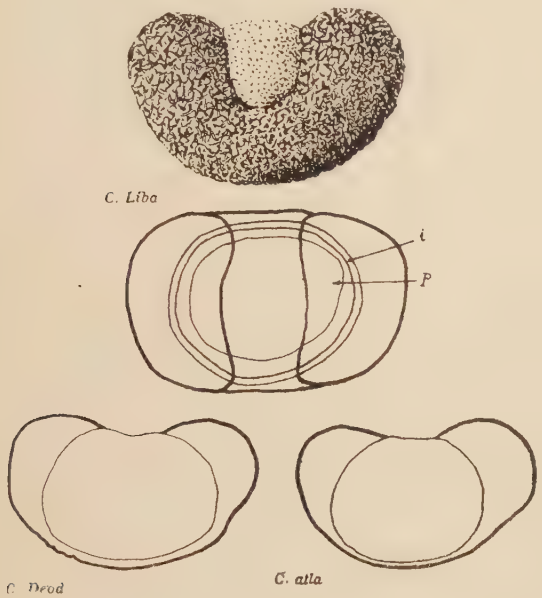


TABLEAU XXXIII

Grains de pollen de Cèdres × 400

Zone germinale. — La zone germinale forme dans les préparations une bande claire, ponctuée, en forme d'ellipse allongée et qui s'étend entre les ballonnets.

Calotte. — La calotte n'est pas individualisée comme chez les autres espèces d'Abiétinées portant des pollens à ballonnets. Sur certains grains, cependant, quelques boursoufflures sont visibles à l'emplacement de la racine proximale des ballonnets.

Ballonnets. — Les ballonnets sont « emboîtants », c'est-à-dire qu'ils sont en continuité avec la calotte, comme il a été indiqué précédemment ; ils enveloppent toute la par-

lie distale du grain, ne laissant apparaître qu'une zone germinale de dimension réduite.

Exine. — L'exine est très épaisse et homogène, il n'y a pas de réticulations superficielles, les éléments de la mésexine se présentant sans ordre apparent, la distance entre ces éléments est légèrement plus faible sur la calotte que sur les ballonnets. Cette exine est du type 3.

Contenu du grain. — L'intine est peu épaisse et le corps pollinique subsphérique.

Les grains de pollen sont très semblables d'une espèce à l'autre, et la formation d'hybrides interspécifiques est très fréquente. Je ne décrirai pas chaque espèce en détail, la description générale est valable pour les trois espèces que j'ai pu étudier.

GENRE *CEDRUS* (voir p. 70 Abréviations)

Cedrus atlantica MANETTI.
éch. Verrières le-Buisson.
T. 64 µ.

Cedrus Deodara ROXB.
éch. H. du M. N° 6060 Himalaya.
T. 66 µ.

Cedrus Libani LAWS.
éch. H. du M. — Verrières-le-Buisson.
T. 69 µ.

LES POLLENS DE KETELEERIA ET PSEUDOLARIX

Je ne donnerai qu'une seule description pour les grains de pollen de ces deux genres. En effet, ils sont tout à fait semblables et ne diffèrent que par leur taille ; les pollens de *Pseudolarix* ayant en moyenne 59 µ de diamètre et ceux de *Keteleeria* 83 µ.

Les pollens de *Keteleeria* peuvent parfois être confondus avec certains pollens du genre *Abies*.

Zone germinale. — La zone germinale de ces pollens est finement ponctuée comme celle de toutes les Abiétinées à ballonnets.

Calotte. — La calotte de ces pollens est peu épaisse, c'est ce qui peut aider à différencier les pollens des *Keteleeria* de ceux des Sapins. Elle porte une ornementation fine mais sans réseau superficiel apparent. Il n'y a pas de crête marginale à la racine proximale des ballonnets.

Ballonnets. — Les ballonnets sont subsphériques, ils portent une exine alvéolaire dont les éléments ne forment pas un réseau régulier à la surface du grain ; cette exine est du type 3.

Contenu du grain. — Je n'ai pu examiner de grains de pollen frais, le contenu n'a donc pu être décrit.

GENRES *KETELEERIA* et *PSEUDOLARIX* (voir p. 70 Abréviations)

Keteleeria Davidiana (Bertrand) Beissner.
éch. H. du M., N° 3578, de Naa-To, montagne du Nord de la Chine
T. 84 μ.

Keteleeria Evelyniana Hast.
éch. H. du M.
T. 82 μ.

Tableau XXXIV

Grains de pollen de *Keteleeria* × 400

1-2 Pollen de *Keteleeria Davidiana*

3 Pollen de *K. Evelyniana*

4-5 Pollens de *Pseudolarix amabilis* × 400

Pseudolarix amabilis (Nelson) Redh.
éch. H. du M. N° 1355. Tihtaishar 175 à 200 m. Mai 1924
T. 59 μ.

Pseudolarix Pourteti × *P. Kempferi?*
éch. Flora of China — Department of Foresty, University of Nankin. Herb. N° 46, Chu Hiva Schan Anhwei.

LES POLLENS DES SAPINS

Les grains de pollen des Sapins ont entre eux des caractères communs qui leur donnent un aspect particulier. Leur diamètre varie de 64 à 104 μ pour le pollen d'*Abies nephrolepis* à celui d'*A. cilicica*, qui sont respectivement parmi les plus petits et les plus gros des pollens que j'ai pu examiner.

Forme du corps du grain. — Le corps du grain est le plus souvent subsphérique ou en forme d'ellipsoïde aplati. En vue distale son contour dessine une circonférence.

Zone germinale. — La zone germinale des pollens d'Abies est semblable à celle des autres Abiétinées à ballonnets, elle est finement ponctuée par des éléments dissociés d'ectomésexine, elle est homogène.

Calotte. — La calotte est en général très épaisse chez les Sapins, l'ectomésexine qui la compose, de structure très nettement alvéolaire, ne laisse pas paraître sur sa surface de réseau régulier, mais au contraire, une sorte d'enchevêtrement des éléments de la mésexine, ce qui donne un aspect légèrement « boursoufflé ».

Le bord de la calotte est généralement très net, mais son épaisseur est nulle ou presque ; il n'y a donc pas de crête marginale. L'épaisseur de la calotte est très souvent nulle à la racine proximale des ballonnets.

Chez de nombreux Sapins méditerranéens la calotte est plus épaisse sur les bords qu'au centre.

J'ai employé les termes : assez épais, épais, très épais, pour désigner l'épaisseur de la calotte, ces termes n'ont qu'une valeur comparative et ne dispensent pas de se reporter aux dessins.

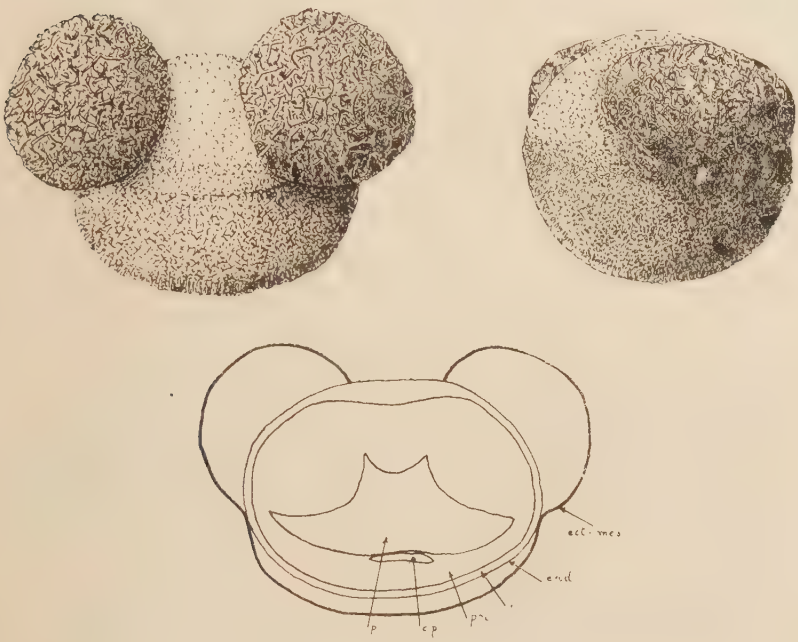
Ballonnets. — *Exine.* — L'exine des ballonnets comme celle de la calotte est très nettement alvéolaire, il n'y a pas ici, en mettant à part *A. nephrolepis* parmi les espèces étudiées, de réseau superficiel à mailles régulières ou même à mailles ouvertes ; les crêtes de mésexine qui soutiennent les alvéoles apparaissent par endroits à la surface de l'exine ; la disposition de ces éléments de mésexine est donc parfaitement anarchique. En faisant tourner la vis micrométrique il est facile d'apercevoir la structure de la mésexine dans toute son épaisseur, ce qui n'est pas toujours possible chez les autres Abiétinées; cette observation est d'autant plus aisée que le réseau alvéolaire est fin et les alvéoles grands, le ballonnet est alors beaucoup plus éclairé.

J'ai désigné, dans la description des grains, ce type d'exine par les termes : « structure type ».

Forme. — Les ballonnets sont globuleux ou légèrement ovoïdes, ils ne sont jamais emboîtants, au contraire, ils se détachent très nettement du grain, et l'angle que forme la racine distale avec la zone germinale est parfois peu supérieur à un angle droit.

Volume des ballonnets par rapport au corps du grain. Ce volume est extrêmement variable, les ballonnets, très petits chez *Abies grandis*, sont très gros chez certaines espèces telles que *Abies Pindrow*, *Abies cilicica*, où le volume d'un ballonnet est supérieur à la moitié du volume du corps du grain.

1 2



3

TABLEAU XXXV

Grains de pollen d'*Abies* × 400

1. Pollen de *Abies cephalonica.*
2. Pollen de *A. grandis.*
3. Coupe optique d'un pollen de *A. cephaloniqua.*

Note : pour les abréviations voir tableau 2, page 32.

Racine proximale. — Chez la presque totalité des espèces l'épaisseur du sac à air au niveau des racines proximales est égale à O, et l'exine porte des ponctuations un peu plus denses, mais semblables à celles qui couvrent la zone germinale. Toutefois, on ne considère pas cette exine amincie comme faïsant partie de la zone germinale.

Essai de classification des Sapins d'après leurs grains de pollen

J'ai classé les Sapins, ainsi que je l'ai fait pour les Pins suivant les ressemblances de leurs grains de pollen.

Les dessins sont donnés ci-dessous suivant l'ordre ainsi déterminé.

Les groupes ainsi obtenus sont étudiés à l'intérieur de grandes divisions géographiques. On peut objecter à cette classification que tous les grains qui se ressemblent peuvent ne pas être réunis, puisque je me suis astreinte à rester dans les limites de quelques divisions géographiques. Cette remarque est certainement fondée, mais l'on me concèdera que l'étude des grains de pollen n'est pas suffisante pour construire une classification phylogénique, il était donc prudent de me cantonner dans le domaine des choses possibles et les grandes divisions géographiques peuvent éviter quelques écueils.

La description par ordre alphabétique suit ce paragraphe.

Groupes Japonais

1) Groupe de *Abies koreana*.

Les pollens sont de taille moyenne, ils sont remarquables par le volume considérable de leurs ballonnets.

A. sachalinensis, *A. sibirica*, *A. koreana*, à ce groupe homogène on peut adjoindre *A. nephrolepis* dont le grain est de petite taille, et qui est un des rares *Abies* à posséder un réseau continu à la surface des ballonnets.

2) Groupe de *Abies firma*.

Les grains sont de taille moyenne et la calotte est peu épaisse.

A. homolepis, *A. firma*.

Groupes Centrasiatiques

1) Groupe de *Abies Webbiana*.

Ces pollens sont de taille moyenne et ont une calotte épaisse.

A. Webbiana.

2) Groupe de *Abies Forrestii*.

Les pollens, plutôt petits, ont une calotte épaisse. Ce groupe est assez peu homogène.

A. Forrestii, *A. Delavayi*, *A. Fargesi*.

3) *Abies Pindrow* et *A. Gamblei* sont difficiles à classer.

Groupes Californiens

1) Groupe de *Abies grandis*.

Les pollens sont de taille moyenne ou grande, ils sont remarquables par le petit volume de leurs ballonnets.

A. grandis, *A. concolor*, *A. Lowiana*.

2) Groupe de *Abies bracteata*.

3) *Groupe* de *Abies shastensis*.

Les grains de pollen sont géants et possèdent de très gros ballonnets.

A. shastensis.

Groupe d'Amérique du Nord

Groupe de *Abies arizonica*.

Les grains de pollen sont de taille moyenne et à calotte peu épaisse.

A. arizonica, A. balsamea, A. Fraseri.

Groupe circumméditerranéen

Groupe de *Abies pectinata*.

Les grains de ce groupe sont remarquables par leur grande taille, leur calotte épaisse et leurs gros ballonnets; ce groupe est très homogène.

A. Nordmanniana, A. Bornmülleriana, A. numidica, A. cephalonica, A. pectinata, A. Pinsapo, A. Pardei, A. cilicica.

La classification des *Abies* d'après les grains de pollen est peu différente de celle qui a été donnée par F. Flous dans sa thèse. Toutefois il m'a semblé nécessaire de créer un groupe Californien, ainsi que je l'ai fait pour le genre Pin. Les pollens des différents groupes de Sapins californiens ont, en effet, des caractères particuliers. Il y a donc lieu de séparer le groupe Américain de F. Flous en deux : un groupe Californien et un groupe Nord Américain.

Mlle Flous semble penser que les Sapins américano-asiatiques descendent d'un groupe de Sapins américains par l'intermédiaire de *A. subalpina*. Je n'ai pu avoir des échantillons purs de cette espèce, néanmoins, je puis affirmer que cette filiation me semble tout à fait problématique parce que, un des Sapins du groupe américano-asiatique : *A. nephrolepis*, paraît par son pollen, l'espèce la plus primitive du genre. La question est à étudier si on envisage une possibilité de surévolution.

L'étude des pollens ne m'a pas permis de séparer un groupe de Chine centrale et occidentale et un groupe Himalayen; j'ai dû inclure les espèces de ce groupe dans un groupe centrasiatique. D'autre part, je ne crois pas à une parenté proche entre *A. Webbiana* et *A. Pindrow*.

GENRE *ABIES* (voir p. 70 Abréviations)

Abies *arizonica* Merriam (v. Tabl. XLII)
éch. H. du M. — Orégon, Amérique, 1860 - Coll. Lyall.
T. 80 µ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. épaisseur moyenne, boursoufflée.
E. ex. réseau type du genre.
forme légèrement ovoïde.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$.

Abies *balsamea* Mill (v. Tabl. XLII)
éch. H. du M. — Massachusetts. Torrey 1833 — Culture Amérique du Nord.
T. 77 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. réseau de surface à peu près continu, mailles très irrégulières.
forme globuleux.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$.

Abies *Bornmülleriana* Matt (v. Tabl. XLIII).
éch. H. du M. — Nord de l'Anatolie — det. Gaussen.
T. 89 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. structure de l'ectomésexine nettement alvéolaire, épaisseur moyenne.
E. ex. structure type.
forme globuleux.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$.

Abies *bracteata* Hook. et Arn. (v. Tabl. XLI).
éch. H. du M. — Santa Lucia Am. Bor. Juillet 1880 — G. R. Vassey.
T. 75 µ.
feg. subsphérique ou ellipsoïde légèrement aplati.
C. peu épaisse, réseau à mailles relativement grosses.
B. ex. structure type.
forme globuleux.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$.

Abies *cephalonica* Link (v. Tabl. XLIII).
éch. H. du M., Attica N° 289, 20 avril 1852 — N° 801 c. Lou-
T. don Grèce — Verrières-le-Buisson.
feg. 96 µ.
C. subsphérique ou légèrement aplati.
B. ex. mailles petites, ouvertes.
forme globuleux.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$

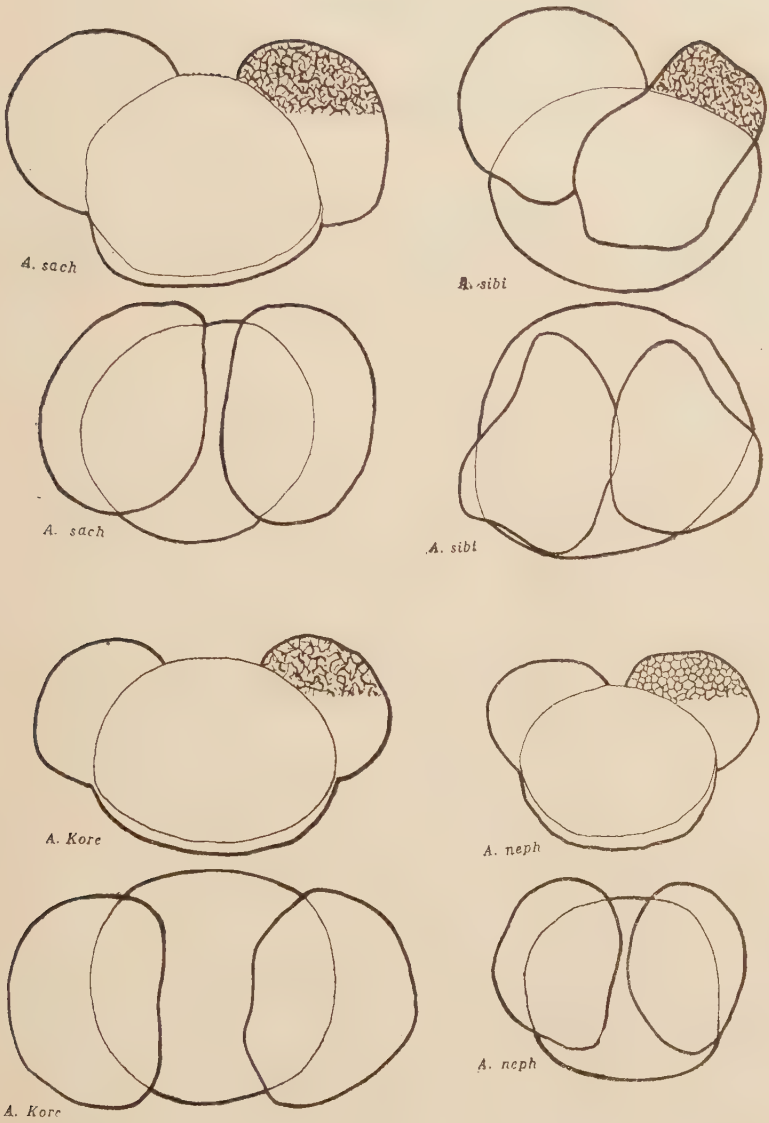


TABLEAU XXXVI

Pollens de Sapins × 400

Abies *cilicica* Carr (v. Tabl. XLIV).
éch. La Maulevrie (hybride) — Arboretum des Barres.
T. 104 µ.
feg. globuleux ou ellipsoïde très légèrement aplati.
C. épaisse.
B. ex. structure type.
forme globuleux, presque ovoïde.
b/c $> 1/2$.
rp. $= 0$.

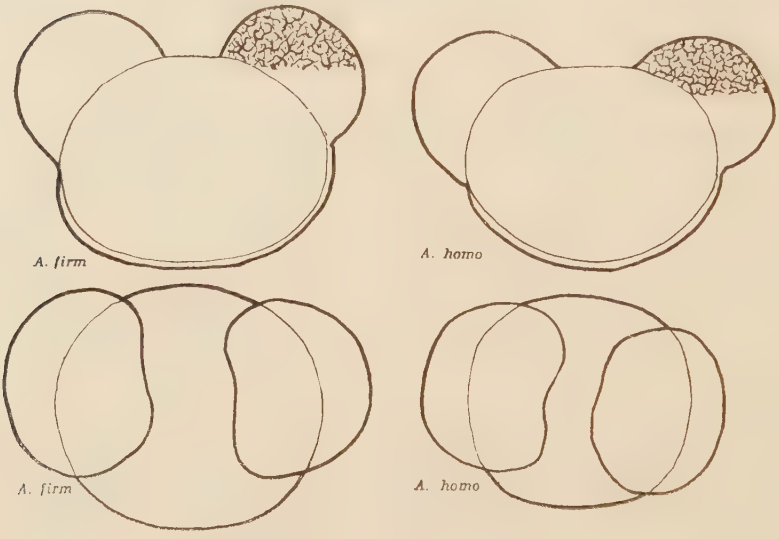


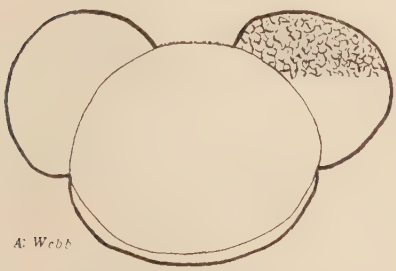
Tableau XXXVII

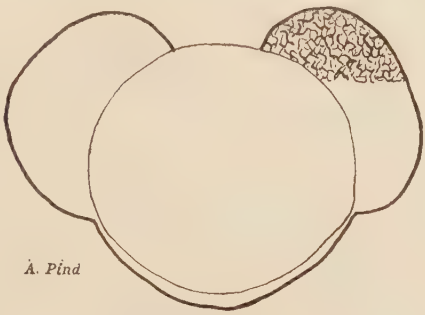
Pollens de Sapins × 400

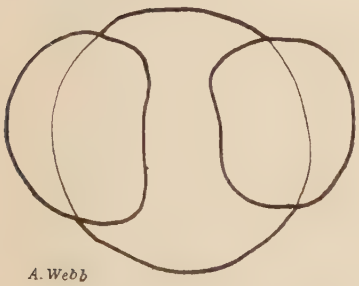
Abies *concolor* Par (v. Tabl. XL).
éch. Herbier de Toulouse.
T. 86 µ.
feg. globuleux. C. assez épaisse et boursoufflée.
B. ex. structure type.
forme globuleux.
b/c $< 1/2$.
rp. // 0.

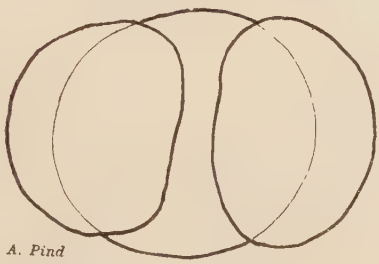
Abies *Delavayi* Franch (v. Tabl. XXXIX).
éch. H. du M. — Yunnan, type.
T. 78 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
C. assez épaisse.
B. ex. structure type.
forme légèrement ovoïde.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$

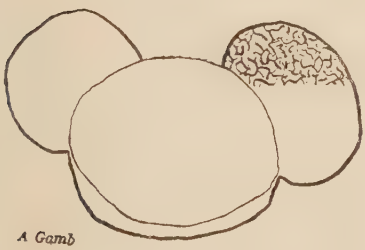
Abies *Fargesii* Franch. (v. Tabl. XXXIX).
éch. H. du M. — Su Tchuen oriental, Chine N° 908 bis (R.P. Farges) — var. *Sutchuensis* Franchet.
T. 80 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. réseau relativement continu.
forme ovoïde.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$.











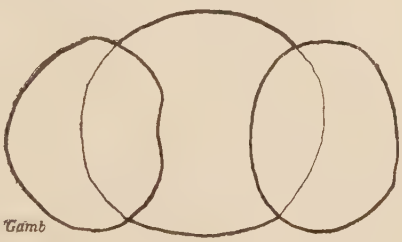


Tableau XXXVIII
Pollens de Sapins × 400

Abies *firma* Siebold et Zuccarini. (v. Tabl. XXXVII).
éch. H. du M., N° 1183, Japon 1866 — 74 Savatier — Les Barres — Verrières-le-Buisson.
T. 90 µ.
fcg. ellipsoïde aplati.
C. peu épaisse.
B. ex. structure type.
forme légèrement ovoïde.
b/c $< 1/2$.
rp. $= 0$.

Abies *Forrestii* Craib. (v. Tabl. XXXIX).

éch.	H. du M. Chine, N° 6744, 21 avril 1917.
T.	75 µ.
fcg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	épaisse.
B. ex.	structure type.
forme	globuleux.
b/c	$< 1/2$.
rp.	peu importante.

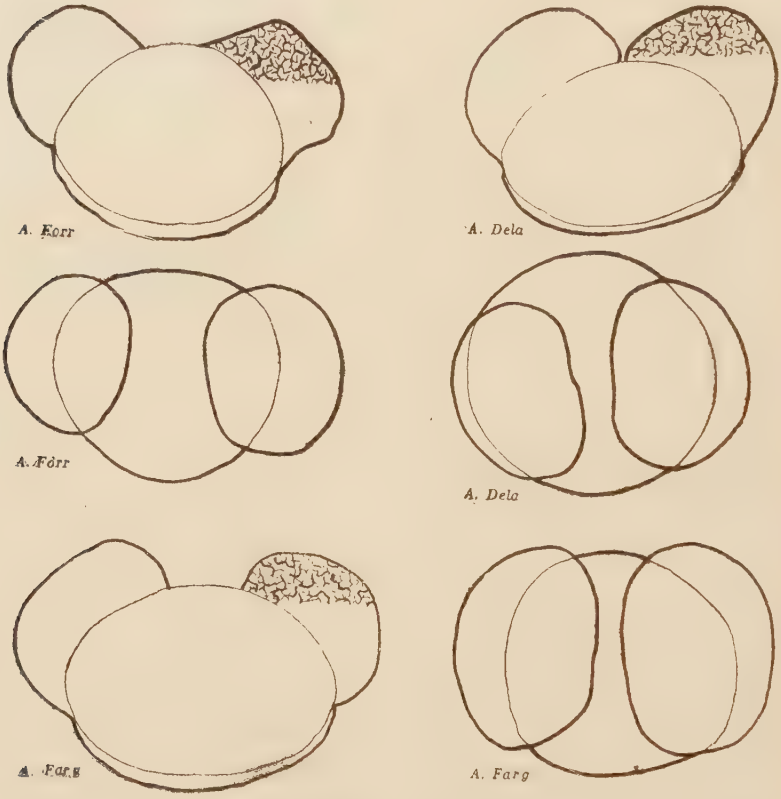


Tableau XXXIX

Pollens de Sapins × 400

Abies *Fraseri* Pursh (v. Tabl. XLII).

éch.	H. du M. Caroline, Amér. boréale 1878, J. H. Vassey Hybride.
T.	83 µ.
fcg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	épaisse.
B. ex.	structure type, mailles fines.
forme	ovoïde.
b/c	$< 1/2$.
rp.	$= 0$.

Abies *Gamblei* Hickel (v. Tabl. XXXVIII).
éch. Jouéou, réc. 16 mai 1947.
T. 67 µ.
fcg. subsphérique.
C. épaisse.
B. ex. réseau relativement régulier.
forme ovoïde.
b/c $< 1/2$.
rp. $- 0$.

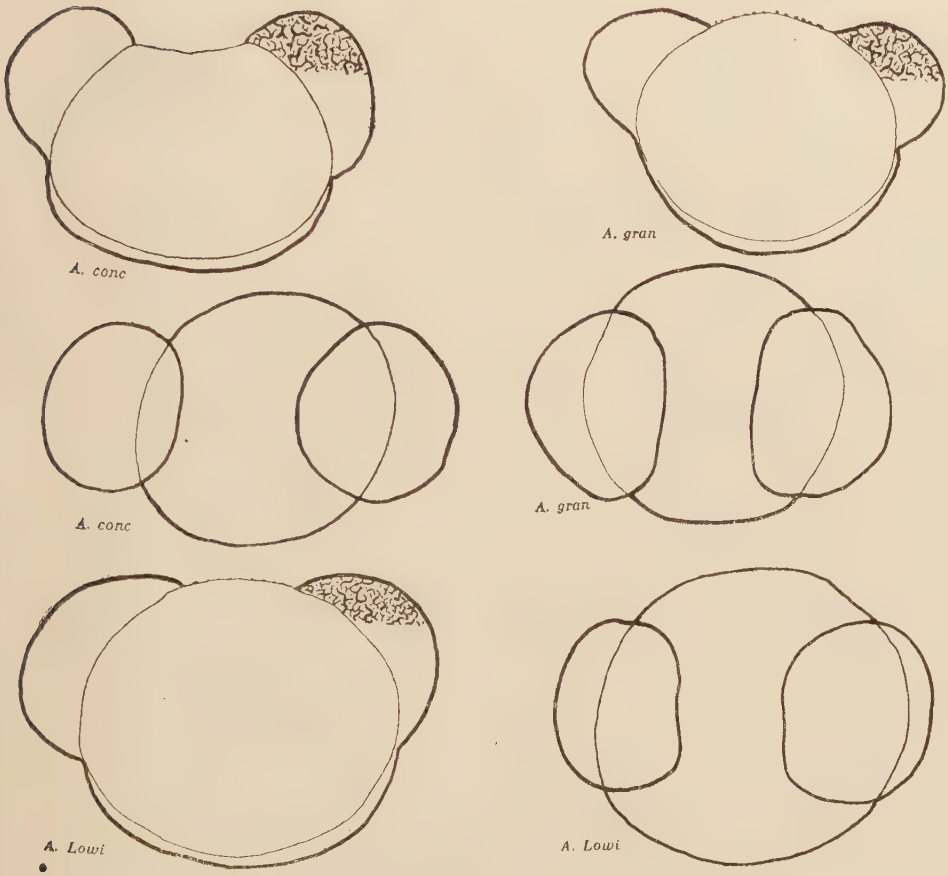


Tableau XL
Pollens de Sapins × 400

Abies *grandis* Lindley (v. Tabl. XL).
éch. Herbier de Toulouse — Les Barres, avril 1929.
T. 86,5 µ.
fcg. subsphérique.
C. assez épaisse, boursoufflée.
B ex structure type très nette.
forme globuleux.
b/c bien inférieure à 1/2.
rp. peu importante.

Abies homolepis, Sieb. et Zuccarini (v. Tabl. XXXVII).

éch.	H. du M., N° 4040, Japon, Abbé Faurie — Les Barres.
T.	73,5 μ.
feg.	ellipsoïde aplati.
C.	peu épaisse.
B. ex.	mailles non fermées.
forme	globuleux.
b/c	$\leqslant$ 1/2.
rp.	= 0.

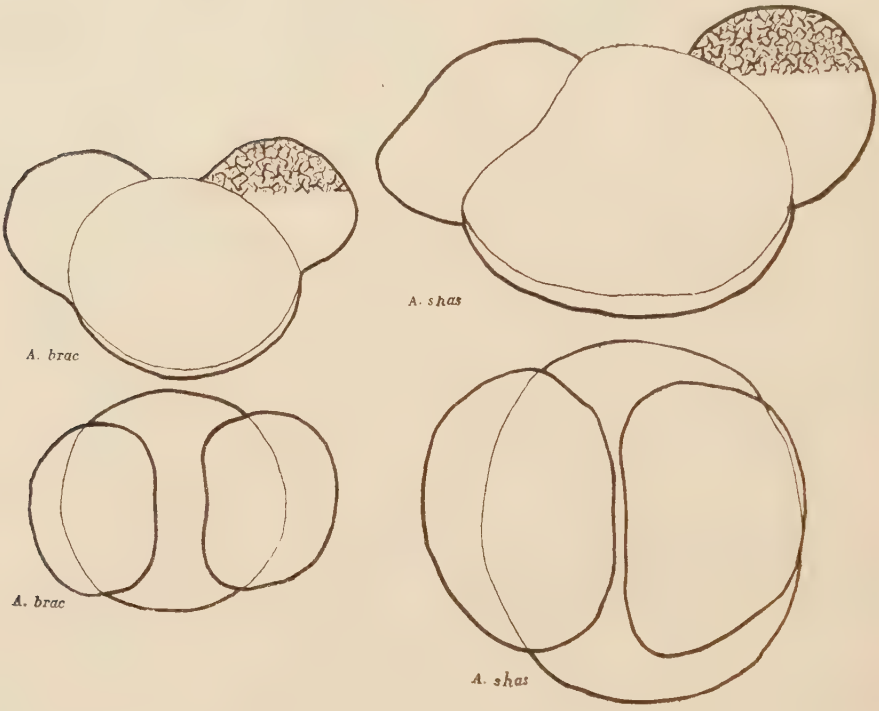


Tableau XLI

Pollens de Sapins × 400

Abies koreana Wilson (v. Tabl. XXXVI).

éch.	H. du M. Corée — 1500 m 17.5.1907. N° 1518. Abbé Faurie. — Les Barres.
T.	80 μ.
feg.	ellipsoïde aplati.
C.	épaisseur moyenne.
B. ex.	structure type.
forme	globuleux.
b/c	$\leqslant$ 1/2.
rp.	= 0.

Abies *Lowiana* Murray (v. Tabl. XL).
éch. Labo. forestier de Toulouse — Verrières-les-Buisson, mai 1920.
T. 100 µ.
feg. subsphérique.
C. peu épaisse.
B. ex. structure type, mailles petites.
forme ovoïde.
b/c < 1/2.
rp. = 0.

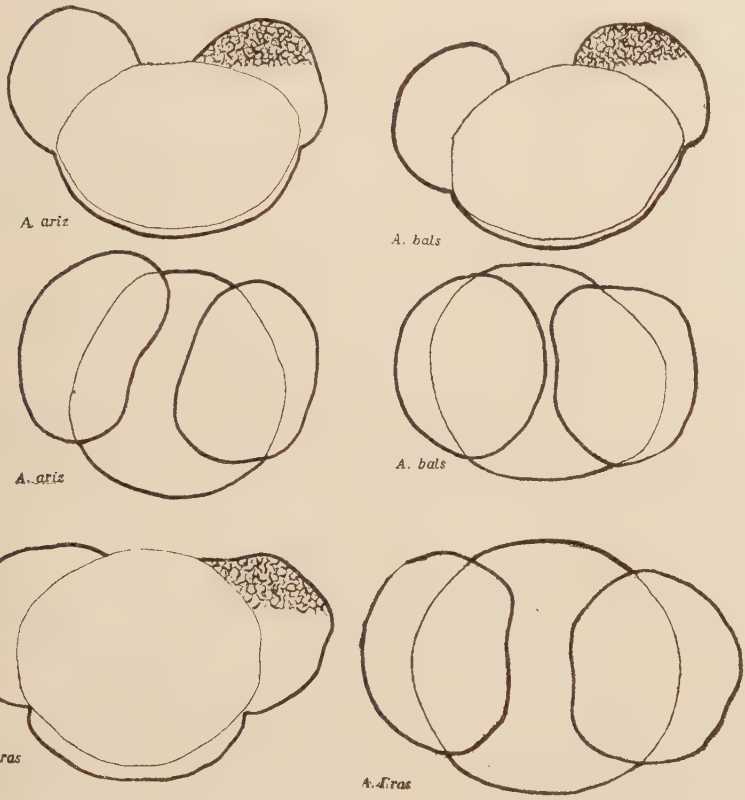


Tableau XLII

Pollens de Sapins × 400

Abies *nephrolepis* Maximovicz (v. Tabl. XXXVI).
éch. H. du M. Mandchourie.
T. 64 µ.
feg. ellipsoïde aplati.
B. ex. réseau régulier à mailles petites et fermées.
forme ovoïde.
b/c = 1/2.
rp. peu importante.
C. assez épaisse.

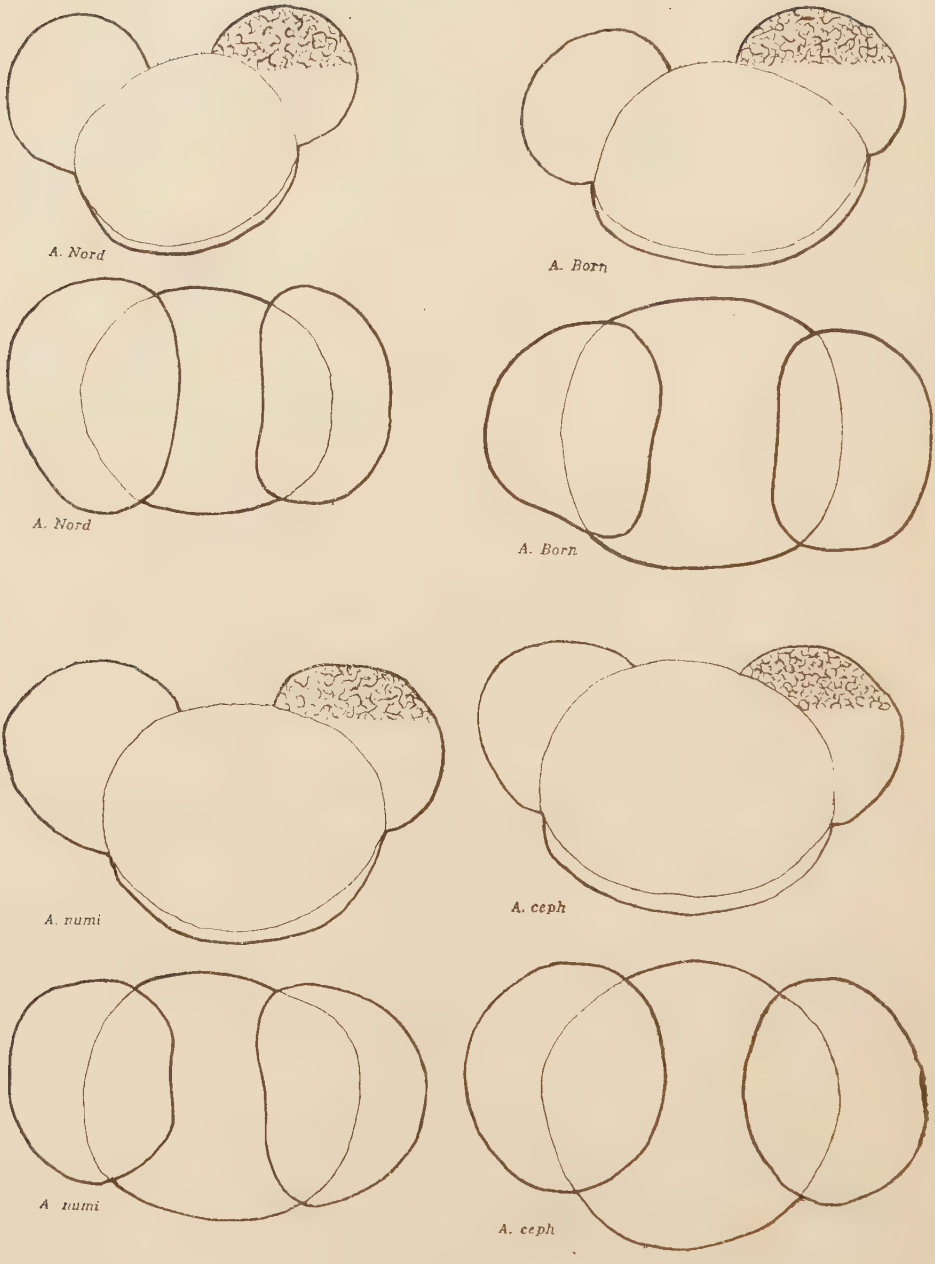


TABLEAU XLIII

Pollens de Sapins × 400.

Abies *Nordmanniana* Spach (v. Tabl. XLIII).

éch.	H. du M. N°. 3988. Asie, Koehne — Verrières-le-Buisson.
T.	83 μ.
feg.	subsphérique.
C.	assez épaisse.
B. ex.	structure type.
forme	ovoïde.
b/c	$< 1/2$.
rp.	$= 0$.

Abies *numidica* de Lannoy (v. Tabl. XLIII).

éch.	H. du M. — Algérie 18 juin 1880 — Herbier de Toulouse Algérie, juillet 1888 — La Maulevrie, Les Barres — var. *glauca*, Les Barres, avril 1929, Herbier de Toulouse.
T.	91 μ.
feg.	ellipsoïde très légèrement allongé.
C.	épaisse et très épaisse.
B. ex.	structure type.
forme	globuleux ou légèrement ovoïde.
b/c	$< 1/2$.
rp.	$= 0$.

Abies *Pardei* Gaussen (v. Tabl. XLV).

éch.	type, Les Barres, leg. Gaussen, avril 1929. (A mon avis n'est pas un hybride).
T.	97,5 μ.
feg.	ellipsoïde presque subsphérique.
C.	épaisse (souvent moins épaisse au centre que sur les bords).
B. ex.	structure type.
forme	légèrement ovoïde.
b/c	$= 1/2$.
rp.	$= 0$.

Abies *pectinata* de Candolle (v. Tabl. XLIV).

éch.	H. du M., Transylvania, leg. E.L. Nyarnady 1927. — récoltes personnelles, Vosges.
T.	96 μ.
feg.	ellipsoïde légèrement aplati.
C.	très épaisse.
B. ex.	structure type.
forme	ovoïde.
b/c	$= 1/2$.
rp.	$= 0$.

Abies *Pindrow* Royle (v. Tabl. XXXVIII).

éch.	H. du M., Himalaya 1855, Hooker N° 767, det. Gaussen.
T.	88 μ.
feg.	subsphérique.
C.	épaisse.
B. ex.	structure type.
forme	globuleux.
b/c	$> 1/2$.
rp.	$= 0$.

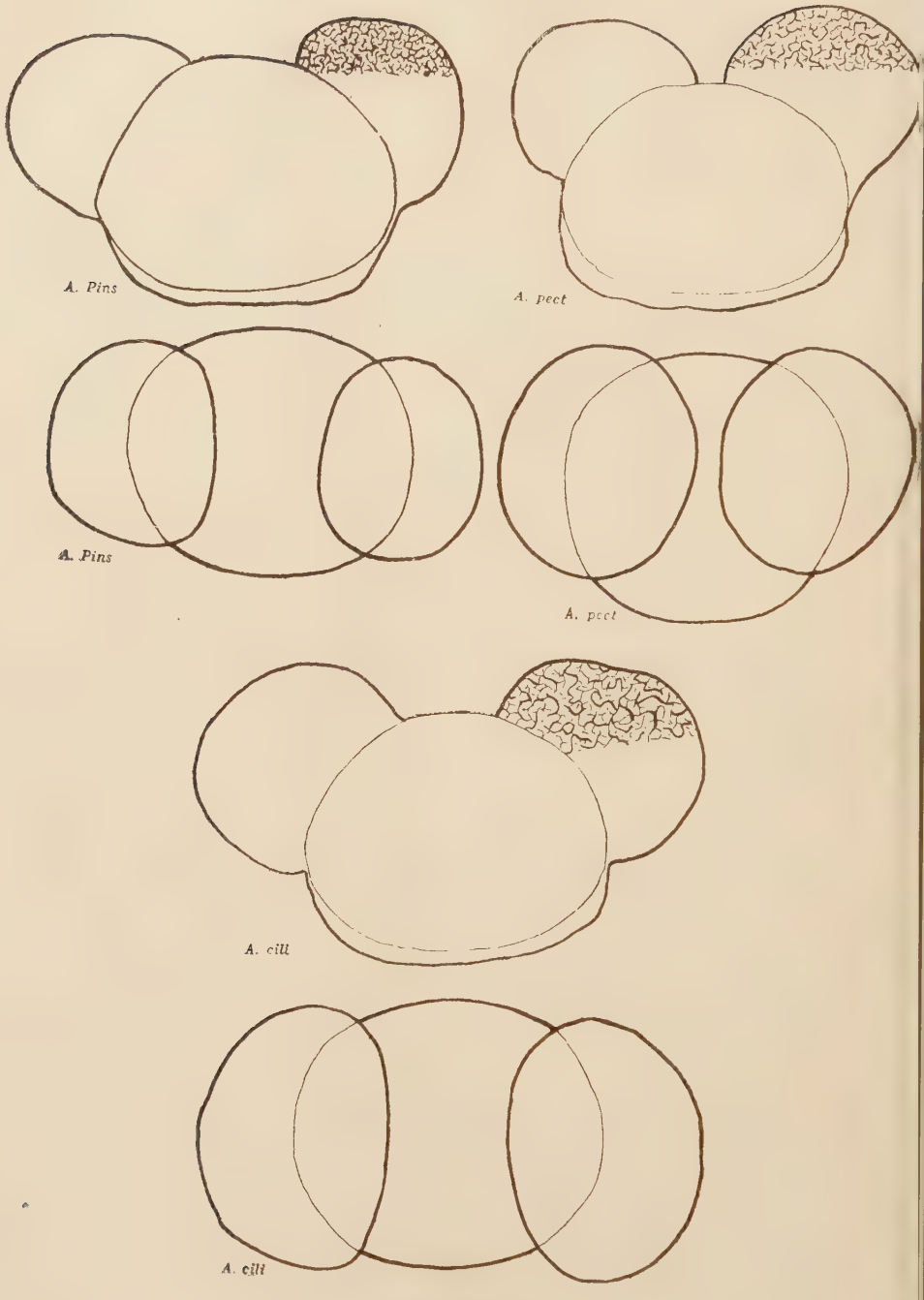


TABLEAU XLIV
Pollens de Sapins × 400

Abies *Pinsapo* Boissière (v. Tabl. XLIV).
éch. H. du M. Région de Grenade, Espagne, 30 mai 1879 N° 1 et var. *Baboresis*, Cosson, H. du M. La Maulévrie.
T. 97 μ.
fcg. el ipsoïde légèrement aplati.
C. très épaisse.
B. ex. mailles ouvertes.
forme légèrement ovoïde.
b/c = 1/2.
rp. = 0.

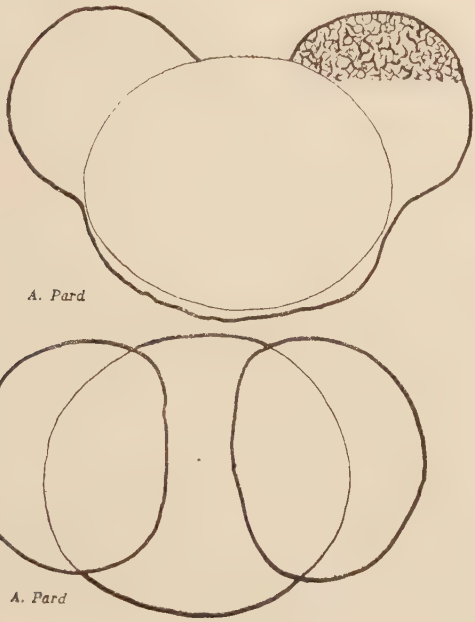


Tableau XLV
Pollens de Sapins × 400

Abies *sachalinensis* Master (v. Tabl. XXXVI).
éch. H. du M., 6948 pp. Montagne de Sapporo, Japon, Abbé Faurie.
T. 75 μ.
fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. épaisseur moyenne.
B. ex. structure type.
forme ovoïde.
b/c > 1/2.
rp. = 0.

Abies *Shastensis* Lemmon (v. Tabl. XLI).
éch. Herbier de Toulouse. Californie 1874, Torrey Herbarium N° 210.
T. 103 μ.
fcg. subsphérique.
C. épaisse.
B. ex. structure type.
forme globuleux ou légèrement ovoïde.
b/c < 1/2.
rp. peu importante.

Abies *sibirica* Ledebour (v. Tabl. XXXVI).
éch. H. du M. Altaï Ledebour 1836.
T. 87 µ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. assez épaisse.
B. ex. structure type.
forme ovoïde.
b/c 1/2.
rp. = 0.

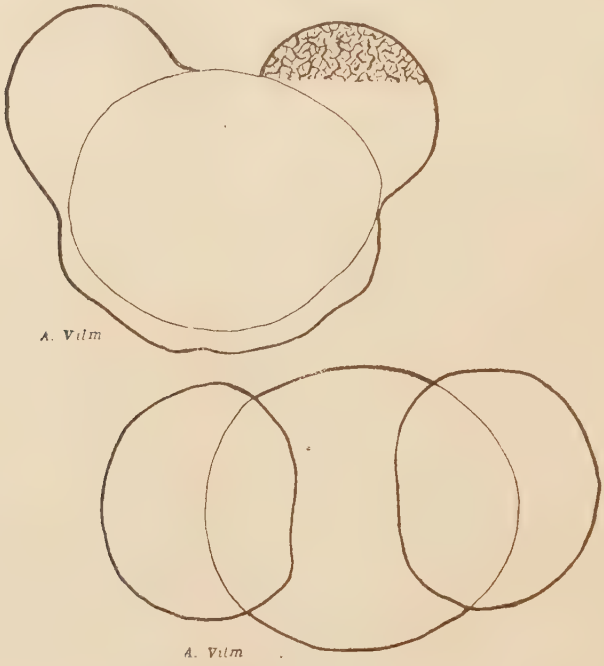


Tableau XLVI
Pollens de Sapins × 400

Abies *Vilmorini* Master (v. Tabl. XLVI).
éch. Les Barres. Hybride : *Pinsapo* x *cephalonica*.
T. 101 µ.
feg. variable.
C. variable.
B. ex. structure type.
forme globuleux.
b/c = 1/2.
rp. = 0.

Abies *Webbiana* Lindley (v. Tabl. XXXVIII).
éch. H. du M. Himalaya Hooker Wallich. (Hybride).
T. 83 µ.
feg. subsphérique.
C. peu épaisse.
B. ex. structure type.
forme globuleux.
b/c < 1/2.
rp. = 0.

LES POLLENS DES EPICEAS

Les grains de pollen du genre *Picea* forment un ensemble particulièrement homogène. Leur diamètre varie de 74 µ pour le pollen de *P. rubra* qui est parmi les plus petits du genre, à 103 µ pour les pollens de *P. pungens* qui sont parmi les plus gros des espèces que j'ai pu étudier.

Ce genre étant particulièrement homogène, il n'est pas étonnant d'y trouver des hybrides interspécifiques en grand nombre, et la majorité des échantillons récoltés en arboretum ont des caractères d'hybrides en proportion plus ou moins considérable, ce qui gêne évidemment un peu pour l'étude de ce genre.

Forme du corps du grain. — En vue distale, le corps du grain dessine le plus souvent un ovale très pur, et les grains ont en général la forme d'un ellipsoïde légèrement allongé.

Certaines espèces de ce genre ont, en vue distale, un aspect particulier, en effet, le contour extérieur du grain, dessine une ellipse presque parfaite.

Zone germinale. — Dans toutes les espèces la zone germinale porte des papilles très nettes. D'une façon générale la racine distale des ballonnets ne forme pas un angle net avec la zone germinale, mais se termine par un méplat; dans certains cas la zone germinale se trouve particulièrement rétrécie, elle apparaît sur le grain comme une bande étroite plus claire. Il semble qu'une telle structure ait une ressemblance plus grande avec un sillon que la zone germinale des autres Abiétinées.

Calotte. — La calotte est en général peu épaisse, et la structure alvéolaire de l'ectomésexine est particulièrement nette. Un réseau à petites mailles est visible à la surface de la calotte. Le plus souvent la calotte est en continuité absolue avec les ballonnets, leur racine proximale n'étant marquée que par un léger changement d'orientation. Dans un petit nombre d'espèces la mésexine disparaît à la racine proximale, l'épaisseur de la calotte est alors réduite à zéro en ce point; ce cas est la règle chez les Sapins.

Ballonnets. — Les ballonnets ont, dans ce genre, une forme typique à l'état turgescent, ils sont aussi larges que le grain et dans la plupart des cas ils semblent « emboîter » les deux extrémités du corps du grain. J'ai déjà souligné qu'ils étaient en continuité avec la calotte, et que leurs racines distales formaient un méplat avec la zone germinale. Les mailles du réseau qui recouvrent les ballonnets grandissent insensiblement depuis leur racine jusqu'à leur centre. Il résulte de cette forme spéciale des ballonnets que leur épaisseur est relativement moins grande dans ce genre que chez les autres Abiétinées à ballonnets, le genre *Cedrus* mis à part.

L'exine qui recouvre les ballonnets dessine le plus souvent un réseau régulier dont les plus grandes mailles se trouvent à l'apex des ballonnets. Cette exine est donc des types 1 ou 2.

Contenu du grain. — Parmi tous les échantillons étudiés, je n'ai jamais constaté le décollement des membranes dans l'intine, je crois donc pouvoir conclure que l'intine est formée d'une seule membrane dont l'épaisseur est à peu près égale à celle de la calotte, sauf sur la zone germinale où elle s'épaissit sensiblement.

TABLEAU XLVII

Grains de pollen des Epiceas × 400

1. Pollen de *Picea omorica.*
2. Pollen de *P. Polita.*
3. Pollen de *P. ascendens.*
4. Pollen de *P. Pungens.*

Protoplasme clair. — Il contient parfois des vacuoles et occupe tout l'espace compris entre l'intine et le corps pollinique.

Corps pollinique. — Il a la forme très nette d'un champignon de couche dont le pied serait aussi large que le chapeau et tourné vers le haut. A sa partie proximale se détachent quelquefois une ou deux cellules dégénérescentes.

Essai de classification des Epiceas d'après leurs grains de pollen

J'ai essayé pour le genre Epicea, comme pour les autres genres, de grouper les pollens qui se ressemblaient. Ce travail est particulièrement délicat dans ce genre homogène où les pollens diffèrent entre eux surtout par des variations de taille. Je ne pourrai donc donner dans ce chapitre que des conclusions assez peu précises.

La quantité considérable d'hybrides que j'ai trouvés dans ce genre m'a obligé d'éliminer un très grand nombre d'échantillons.

J'ai établi des groupes à l'intérieur de grandes divisions géographiques, j'ai adopté dans l'ensemble celles mentionnées par Mlle FLOUS dans sa thèse.

La description par ordre alphabétique suit ce paragraphe.

Groupe d'Amérique du Nord

Groupe de *Picea rubra*.
Petits grains, ballonnets à mailles petites.
P. rubra.

Groupes d'Europe-Asie

1) Groupe de *Picea Morinda*.
Les pollens sont de taille moyenne, les ballonnets peu épais portent des mailles assez grandes.
P. Morinda, P. excelsa.

2) Groupe de *Picea orientalis*.
Les pollens sont de taille moyenne, les ballonnets peu épais à réseau très sinueux.
P. orientalis, P. Omorica, P. asperata.

3) Groupe de *Picea Watsoniana*.
Les ballonnets sont très peu épais.
P. Watsoniana, P. montigena.

Groupes de la Chine centrale et occidentale

1) Groupe de *Picea brachytyla*.
Grains petits, à mailles irrégulières.
P. brachytyla.

2) Groupe de *Picea complanata*.
Les pollens sont de taille moyenne, les ballonnets assez volumineux à grandes mailles.
P. complanata, P. yunnanensis, P. Balfouriana, likiangensis, P. ascendens.

3) Groupe de *Picea purpurea*.
Grains de taille moyenne ballonnets à mailles moyennes.
P. purpurea, P. Morindoides.

Groupes circumpacifiques

1) Groupe de *Picea Maximoviczii*.
Grains petits, mailles très grandes.
P. Maximoviczii.

2) Groupe de *Picea Breweriana*.
Grains petits, ballonnets à mailles irrégulières.
P. Breweriana, P. hondoensis, P. Glehnii, P. Alcokiana, P. morrissonicola.

3) Groupe de *Picea Jezoensis*.
Grains de taille moyenne, ballonnets à mailles irrégulières.
P. Jezoensis, P. Koyamai, P. sitchensis.

4) Groupe de *Picea Engelmanni*.
Gros grains, ballonnets à grandes mailles.
P. Engelmanni.

5) Groupe de *Picea Polita*.
Gros grains de pollen, ballonnets à mailles moyennes.
P. Polita, P. pungens.

L'étude des pollens des Epicea conduit à une classification des espèces qui est semblable à celle de Mlle Flous pour le groupe Eurasiatique, mais qui en diffère sensiblement pour les autres groupes.

Tandis que le groupe de la Chine centrale et occidentale est, par Mlle Flous, séparé en deux phylums, l'un d'eux groupant *P. brachytyla, P. ascendens* et *P. complanata*, j'ai été amenée à séparer trois groupes distincts : l'un comprenant *P. brachytyla* seul, l'autre rapprochant *P. ascendens* et *P. complanata* de *P. yunnanensis* ; *P. Balfouriana* et *P. likiangensis* ; enfin un troisième groupe comprenant *P. purpurea* et *P. Morindoides* (=*spinulosa*).

Le groupe américano-asiatique de Mlle Flous a été divisé dans ce mémoire en un groupe d'Amérique du Nord comprenant *P. rubra* et un groupe circumpacifique. Les groupes que j'ai pu distinguer d'après les grains de pollen ne coïncident pas toujours avec les phylums admis par Mlle Flous.

Il est certain que les espèces circumpacifiques, des plus primitives telles que *P. Maximoviezii, P. Glehnii*, aux plus évoluées, telles que *P. Polita, P. Engelmanni*, méritent d'être revues pour établir leur classification naturelle.

Mlle Flous admet que les Epiceas ont des ancêtres Pins, cette opinion se vérifie parfaitement par l'étude des pollens, et je crois même pouvoir ajouter que l'ancêtre du genre *Picea* doit être recherché chez les Pins à ballonnets emboîtants, c'est-à-dire chez les *Haplopinus*.

GENRE *PICEA* (voir p. 70 Abréviations)

Picea	*Alcockiana* Carr (v. Tabl. LIII).
éch.	H. du M. — Yokohama — Maximovicz 1862.
T.	77 µ.
feg.	subsphérique.
C.	épaisse, réseau large entourant des mailles relativement grandes.
B.	petites mailles irrégulières plus ou moins fermées, assez gros réseau.
ip.	à peine marquée par une légère dépression,

Picea *ascendens* Patschke iv. Tabl. LI).
éch. Les Barres.
T. 77,5 μ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. épaisse, réseau net à mailles fines.
B. réseau fin, mailles grandes, parfois ouvertes.
rp. nettement marquée.

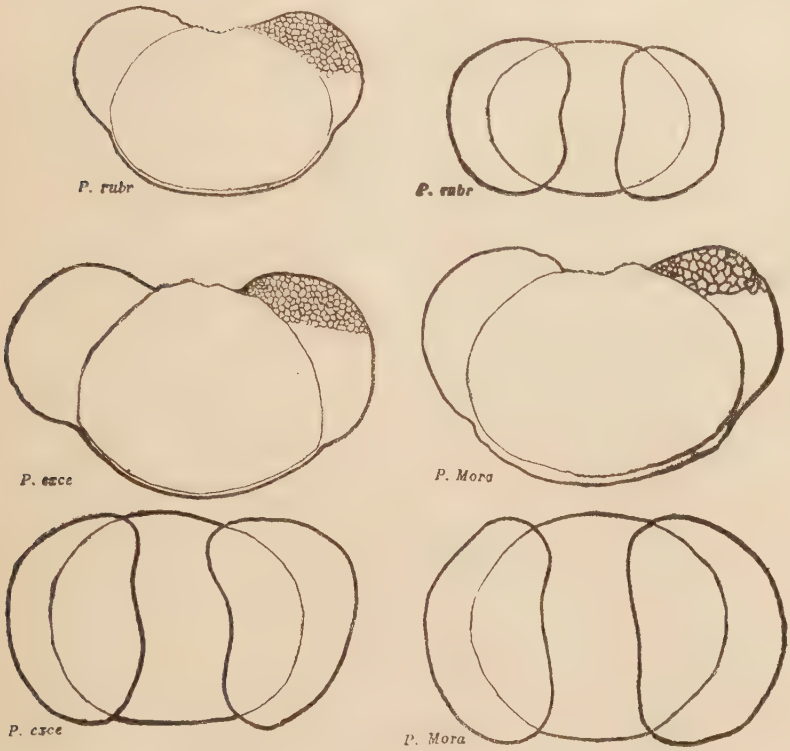


Tableau XLVIII
Pollens d'Epicéas × 400

Picea *asperata* Masters (v. Tabl. IL).
éch. Les Barres.
T. 89,5 μ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. assez épaisse, grosses réticulations.
B. mailles de forme très irrégulière, parfois ouvertes.
rp. marquée par un léger changement de courbure.

Picea *Balfouriana*, Rehder et Wilson (v. Tabl. LI).
éch. Les Barres, Verrières-le-Buisson (Les deux échantillons sont des hybrides).
T. 74 μ.
feg. ellipsoïde légèrement aplati.
C. épaisse avec des boursoufflures.
B. réseau continu à grandes mailles.
rp. marquée par un changement de courbure.

Picea *brachytyla* Pritzel (v. Tabl. L).

éch. H. du M.
T. 61,5 μ.
fcg. subsphérique.
C. épaisse, mailles relativement grandes.
B. mailles irrégulières, assez grandes.
rp changement de courbure.

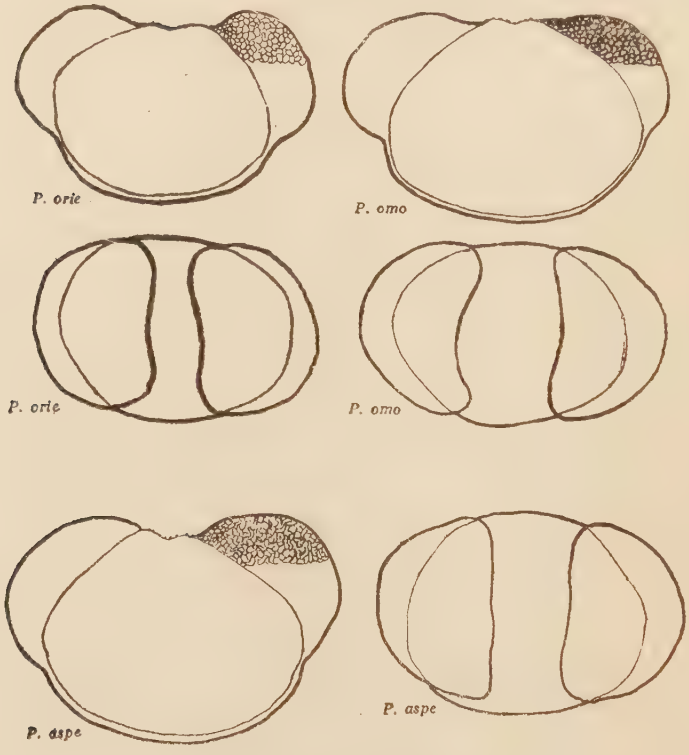


Tableau XLIX

Pollens d'Epicéas × 400

Picea *Breweriana* Watson (v. Tabl. LIII).

éch. Verrières-le-Buisson.
T. 74 μ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. assez épaisse, fine réticulation.
B. réseau fin, mailles irrégulières, parfois ouvertes.
rp. léger changement de courbure.

Picea *complanata* Mast (v. Tabl. LI).

éch. Les Barres.
T. 75 μ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, réseau fin.
B. mailles grandes au sommet, parfois ouvertes.
rp. léger changement de courbure.

Picea *Engelmani* ENGELM (v. Tabl. LV).
éch. H. du M., Verrières-le-Buisson.
T. 89,5 μ.
fcg. subsphérique.
C. peu épaisse, mailles régulières, relativement grandes.
B. grandes mailles ; celles-ci commencent directement à la racine distale.
rp très marquée.

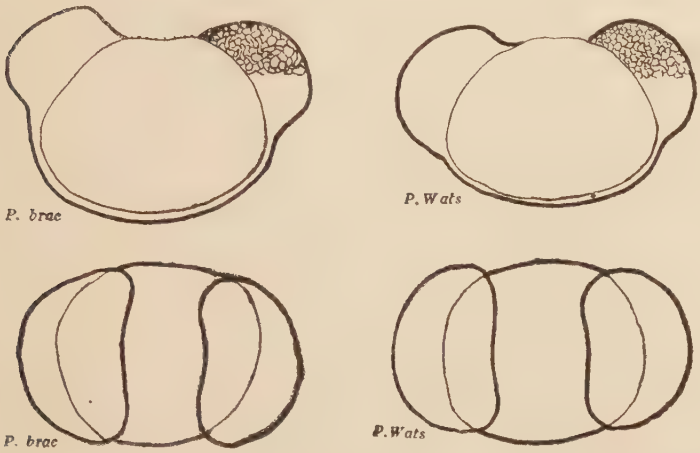


TABLEAU L

Pollens d'Epicéas × 400

Picea *excelsa*, LINCK (v. Tabl. XLVIII).
éch. Les Barres, Jouéou, Jardin des Plantes de Toulouse, La Maulévrie.
T. 80 μ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, à réseau fin.
B. mailles fermées, petites, réseau régulier.
rp. changement de courbure net.

Picea *Glehmii* MAST.
éch. H. du M., Japon (Abbé FAURIE).
T. 57 μ.
fcg.
C.
B. réseau superficiel net, mailles en général fermées.
rp.

Picea *hondoensis* FITSCH.
éch. H. du M. — 7108 — Abbé FAURIE, Japon.
T.
fcg. très peu de grains, tous anormaux.
C.
B
rp

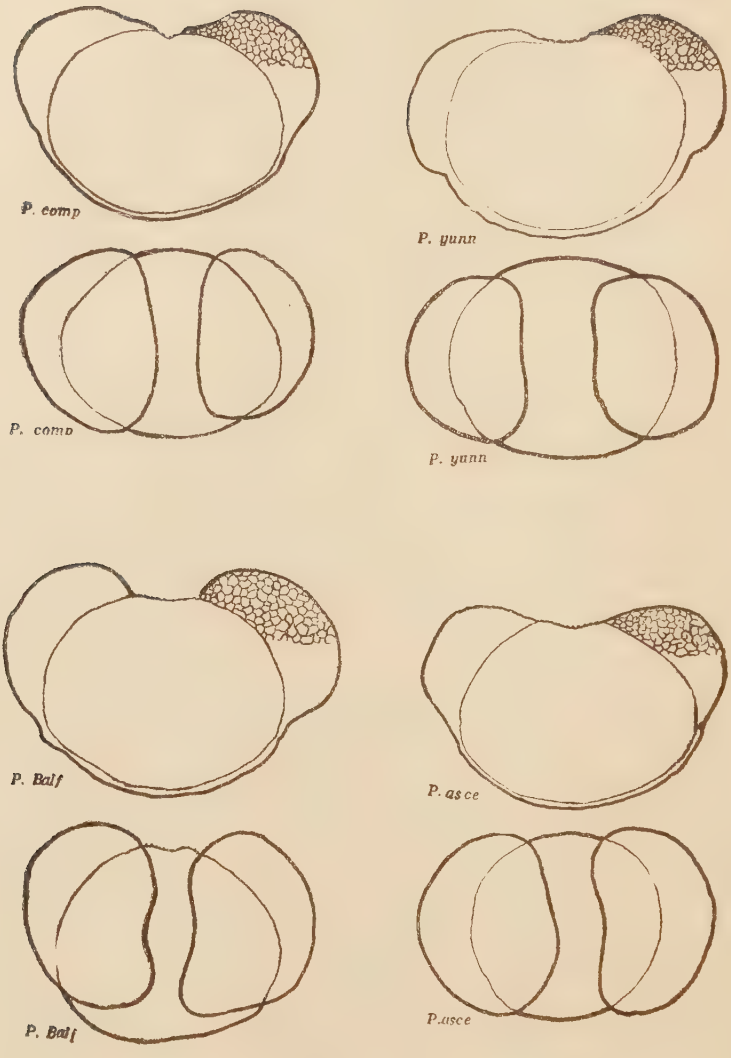


TABLEAU LI

Pollens d'Epicéas × 400

Picea Jezoensis CARR. (v. Tabl. LIV).

éch.	Les Barres.
T.	87 μ.
feg.	ellipsoïde légèrement allongé.
C.	peu épaisse, réseau très fin.
B.	mailles du ballonnet de forme très irrégulière.
rp.	nettement marquée.

Picea *Koyamaï* SH. (v Tabl. LIV).
éch. Verrières-le-Buisson, Les Barres.
T. 84,5 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, finement réticulée, mailles nettes.
B. mailles assez grandes, parfois ouvertes.
rp. marquée par un changement de courbure.

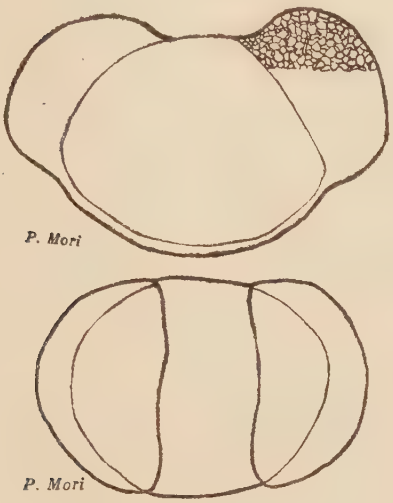


TABLEAU LII
Pollens d'Epicéas × 400

Picea *likiangensis* PRITZ.
éch. H. du M. N° 1003 Su Tchuen.
T. 63 µ.
feg. subsphérique.
C. peu épaisse.
B. grandes mailles, parfois ouvertes.
rp. marquée par un changement de courbure.

Picea *Maximoviczii* RGL.
éch. H. du M., Japon Fudziyama.
T. 51 µ.
feg. subsphérique.
C.
B. gros réseau, mailles particulièrement grandes.
rp.

Picea *montigena* MAST.
éch. H. du M. (Hybride).
T. 83 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. assez épaisse.
B. mailles irrégulières parfois ouvertes.
rp. très peu marquée.

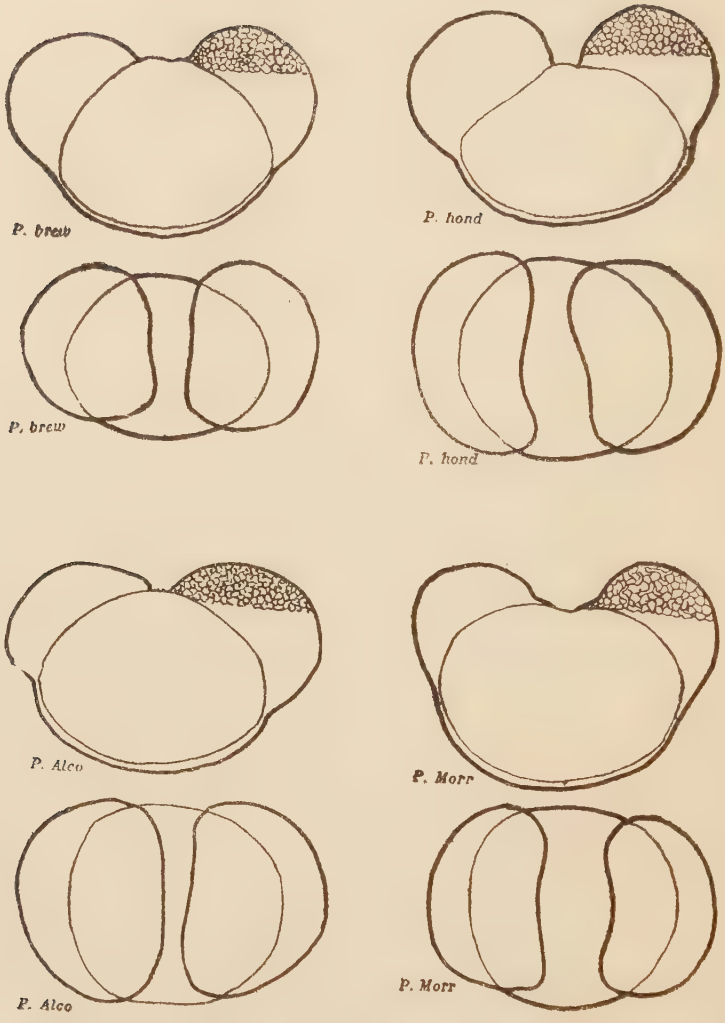


TABLEAU LIII

Pollens d'Epicéas × 400

Picea *Morinda* LINK (v. Tabl. XLVIII).
éch. H. du M., Les Barres, La Maulévric.
T. 95 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. assez épaisse.
B. réseau à grandes mailles fermées. Les petites mailles de la racine distale des ballonnets sont extrêmement nettes.
rp. légèrement marquée.

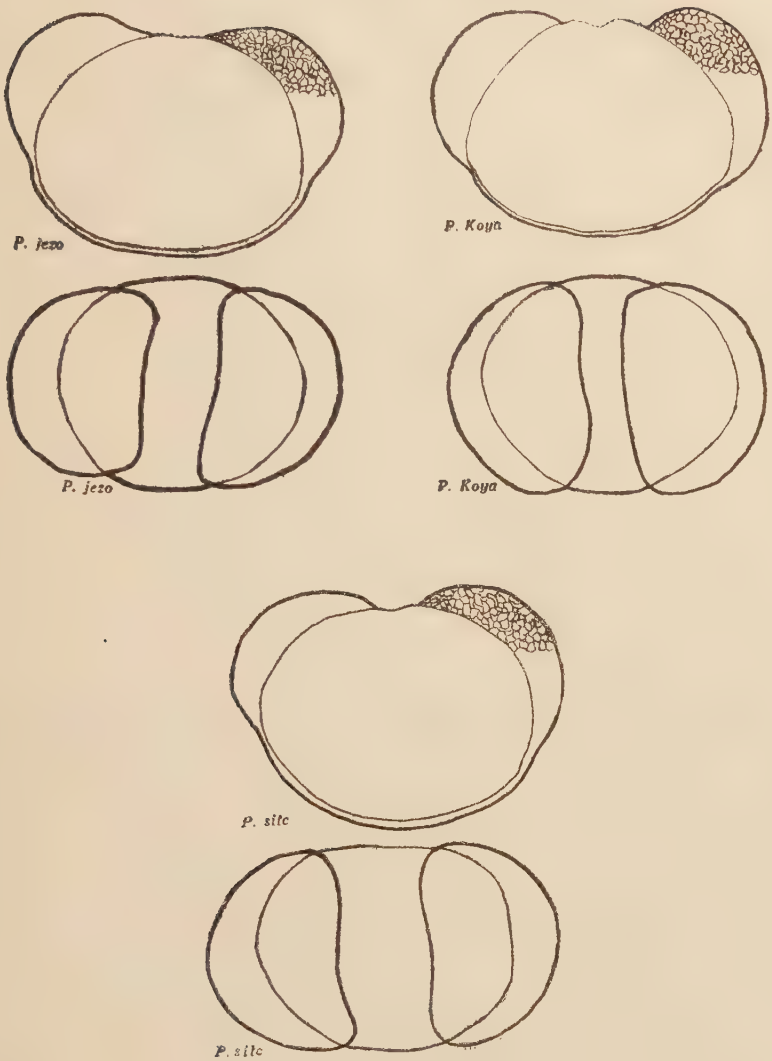
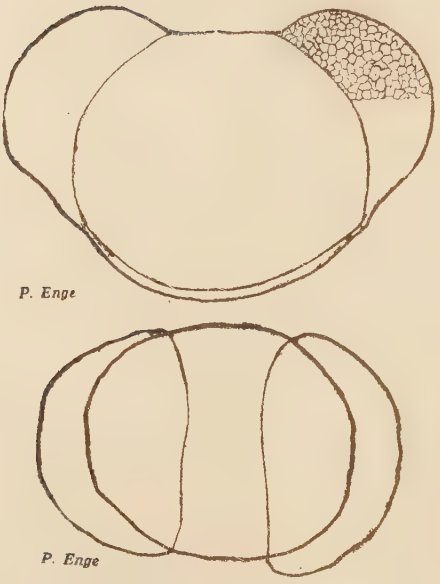


TABLEAU LIV

Pollens d'Epicéas × 400

Picea morindoides, REH (v. Tabl. LII).
éch. Les Barres, Verrières-le-Buisson.
T. 79,5 µ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, à réticulations fines.
B. mailles irrégulières.
rp. légèrement marquée.



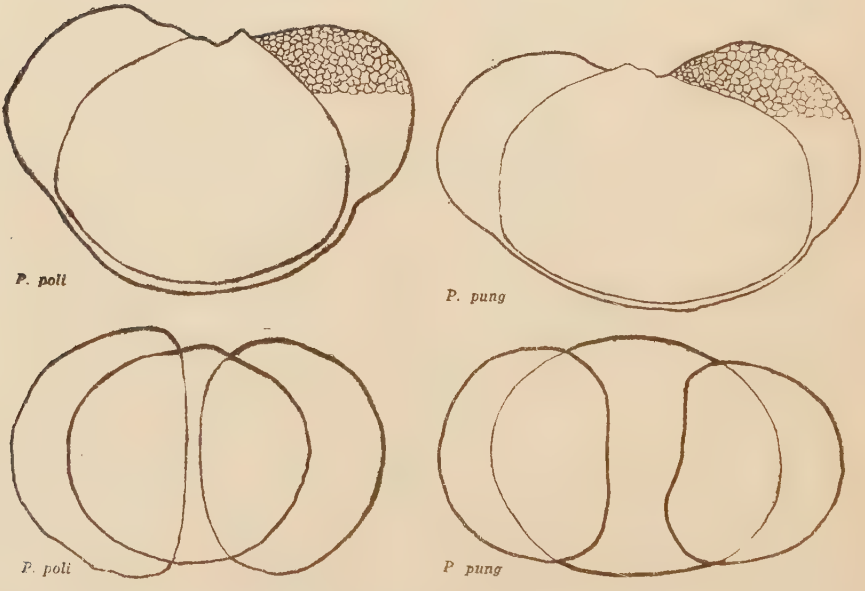


TABLEAU LV

Pollens d'Epicéas × 400

Picea *morrisonicola* Hay (v. Tabl. LIII).

éch. Les Barres.
T. 77 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, réseau à mailles très fines.
B. réseau fin, mailles grandes et irrégulières.
rp. peu marquée.

Picea *Omorica* Panc (v. Tabl. XILX).

éch. Les Barres, Verrières-le-Buisson.
T. 77 µ.
fcg. ellipsoïde allongé.
C. très petites mailles, réseau épais, peu épaisse.
B. très petites mailles aux racines des ballonnets, réseau très épais puis mailles plus grandes, mais l'épaisseur du réseau est considérable, et la maille n'est jamais plus de deux fois plus large que le réseau.
rp. nettement marquée.

Picea *orientalis* Carr (v. Tabl. XLIX).

fcg. Les Barres, Verrières-le-Buisson, La Maulévrie.
T. 74 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. peu épaisse, mailles très petites à réseau très sinueux.
B. réticulations très fines à la racine distale puis un peu plus grosses.
rp. légèrement marquée.

Picea *Polita* Carr (v. Tabl. LV).

éch. H. du M., Montagne de Sapporo, Japon, 1894, Abbé Faurie, N° 6949, La Maulévrie.
T. 89,5 µ.
fcg. subsphérique.
C. assez épaisses, mailles petites.
B. mailles moyennes, fermées, les ballonnets sont bien détachés du grain. Ces grains sont remarquables par leur forme géométrique.
rp. légèrement marquée.

Picea *pungens* Eng (v. Tabl. LV).

éch. Verrières-le-Buisson.
T. 102,,5 µ.
fcg. ellipsoïde allongé.
C. peu épaisse à mailles très fines.
B. mailles très fines près de la zone germinale, puis plus grosses, fermées. La calotte est en continuité parfaite avec les ballonnets.
rp. très peu marquée.

Picea *purpurea* Mast.

éch. H. du M., Lien Hoa shan 1925, J.E. Roch 12706 ; Verrières-le-Buisson. Hybride, 80/100 de grains anormaux.
T. 72 µ.
fcg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. assez épaisse.
B. mailles moyennes.
rp. marquée.

Picea *rubra* Link (v. Tabl. XLVIII).

éch. Les Barres.
T. 77 μ.
feg. ellipsoïde allongé.
C. assez épaisse, mailles fines.
B. réticulations à mailles en général petites.
rp. est nettement marquée par un changement d'orientation, et quelquefois par de légères boursoufflures.

Picea *sitchensis* Mey et Trant (v. Tabl. LIV).

éch. Les Barres.
T. 79 μ.
feg. ellipsoïde allongé.
C. peu épaisse, réseau fin.
B. mailles fermées, moyennes, mais irrégulières.
rp très marquée.

Picea *Watsoniana* Mast (v. Tabl. L).

éch. Les Barres.
T. 74 μ.
feg. ellipsoïde légèrement allongé.
C. épaisse.
B. réseau fin, mailles moyennes, parfois ouvertes.
rp. nettement marquée C=O.

Picea *Wilsonii* Mast.

éch. Les Barres. Arnold Arboretum.
Ce pollen hybride a déjà été décrit, p. 53, Tabl. X.

Picea *yunnanensis* de Vilmorin (v. Tabl. LI).

éch. Les Barres.
T. 79,5 μ.
feg. subsphérique.
C. assez épaisse, réticulations relativement grosses.
B. mailles moyennes.
rp. nette.

LES POLLENS DU GENRE TSUGA ET DES HYBRIDES

1° Genre *TSUGA* (=*Eutsuga*)

Les pollens des différentes espèces de ce genre ont une calotte, mais n'ont pas de ballonnets, ce type de pollen ne se retrouve pas dans les autres genres des Abiétinées.

Je prendrai comme type des pollens des *Tsuga* le pollen de *T. canadensis*.

Les descriptions que l'on trouve des grains de pollen de *Tsuga* ne sont pas complètes, et s'appuient sur des schémas dont l'interprétation est discutable.

La difficulté de l'étude des grains de pollen des *Tsuga* provient de ce que les images de chacune des parties du grain vu au microscope, se projettent les unes sur les autres dans la coupe optique, chaque partie masquant les détails des autres.

Forme du grain. — Un grain de pollen de *Tsuga* a, dans l'atmosphère, la forme d'un hémisphère, lorsqu'il est turgescent la base de cet hémisphère fait saillie à l'extérieur et le grain devient subsphérique, Tableau 56.

Zone germinale. — Elle est circulaire et forme la partie distale du grain. Elle est formée par l'endexine que recouvrent de petites granulations d'ectomésexine; ces granulations ne semblent pas avoir pour but essentiel, dans ce cas particulier, de solidifier une zone germinale mal protégée, comme le pense Wodehouse, puisque leur présence est générale sur les zones germinales de toutes les Abiétinées à ballonnets ; Erdtmann a voulu voir un *operculum* dans cette zone germinale bombée ; si elle se déchire parfois à sa jonction avec la calotte, il arrive aussi qu'elle se déchire en son milieu ou en tout autre endroit ; il ne semble donc pas qu'il s'agisse ici d'un operculum à proprement parler.

Calotte. — La calotte est formée de boursoufflures de l'ectexine mince et résistante soutenue par des arceaux de mésexine ; de l'air peut être contenu à l'intérieur de cette calotte comme chez les Abiétinées à ballonnets.

Ces arceaux de la mésexine donnent à la calotte un aspect très particulier. La partie de la calotte qui borde la zone germinale, ou crête marginale, est plus épaisse ; elle forme par l'endexine, est une membrane mince.

Contenu du grain. — L'intime, étroitement appliquée à à l'endexine, est une membrane mince.

Le protoplasme clair joue ici le même rôle pour les changements de volume que dans les pollens à ballonnets.

Le corps pollinique a approximativement la forme d'une lentille convergente.

Je suivrai pour la description des pollens des espèces du genre *Tsuga* le même plan général que pour les autres genres. J'indiquerai seulement quelques variations dans la terminologie.

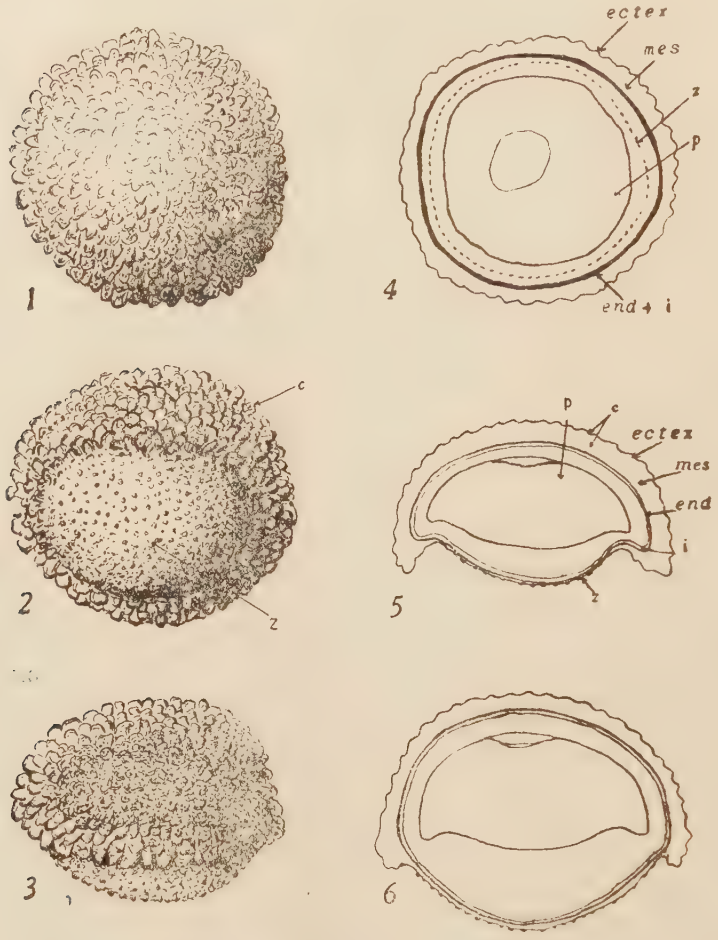


TABLEAU LVI

Grains de pollen de *Tsuga canadensis* × 600

1. Pollen vu par la calotte — 2. Pollen vu de 3/4
3. Pollen vu de profil — 4. Coupe optique d'un grain vu par la calotte
5. Coupe optique d'un grain sec vu de profil — 6. Le même turgescent.

Note : pour les abréviations voir tableau 2, page 26.

Calotte. — *Epaisseur.* — On ne peut mesurer l'épaisseur de la calotte que sur des grains vus de profil, or, la disposition des pollens des différentes espèces de *Tsuga* ne permet pas toujours d'évaluer cette dimension avec précision.

Ornementation. — La calotte présente chez les grains de pollen des différentes espèces de *Tsuga* un aspect particulier propre à ce genre.

En effet, l'ectexine est soutenue, non par un réseau formé par la mésexine et un système alvéolaire sous-jacent, comme dans les pollens à ballonnets, mais les éléments de la mésexine forment de petits *arceaux* réguliers ou plus ou moins contournés, ou bien des *vermiculations*, petits éléments plus ou moins arqués et anastomosés, les soudures entre ces éléments ne donnant pas l'aspect d'un réseau.

Crête marginale. — C'est dans certaines espèces du genre *Tsuga* qu'existe réellement la crête marginale ; celle-ci forme une boursoufflure, parfois très importante, de la calotte sur le pourtour de la zone germinale (V. Tabl. LVII. *T. yunn*).

Dans certains cas elle prend les proportions d'un véritable sac à air circulaire soutenu par des arceaux de mésexine.

Cette crête marginale sera : très importante, importante, peu importante, ou de même épaisseur que la calotte ; dans ce dernier cas il n'y a plus de crête marginale à proprement parler.

Zone germinale. — J'ai, pour chaque espèce, décrit la zone germinale car les ponctuations qui ornent l'endexine de cette partie du grain varient un peu suivant les espèces.

*
* *

Le genre *Tsuga* comprend les espèces des groupes II et III admis par F. Flous.

La classification naturelle des *Tsuga* d'après leur pollen ne peut être établie, les seules parentés que l'on puisse constater sont entre *T. Sieboldii* et *T. Blaringhemi*, ce dernier n'étant pas un hybride, également entre *T. yunnanensis* et *T. Brunoniana*.

T. diversifolia paraît évolué par sa grande taille : *T. caroliniana* et *T. patens* semblent évolués par leur taille et surtout par leur calotte très peu épaisse.

GENRE *TSUGA* (voir p. 70 Abréviations)

Tsuga Blaringhemi Flous.

éch.	H. du M., Abbé Faurie Hirosaki Jardins N° 6364.
	Herb. du Mus. éch. det. Flous.
T.	59 µ.
Calotte	la mesexine forme de petits arceaux irréguliers.
C. m.	peu importante et d'épaisseur variable et irrégulière.
Z.	porte des ponctuations nettement visibles.

Tsuga Brunoniana (Wall.) Carrière.

éch.	H. du M. Yunnan N° 4618. Arboretum des Barres.
T.	54 µ.
C.	la mesexine forme des arceaux nets et irréguliers.
C. m.	importance.
Z.	ponctuée.

Tsuga calcarea Downie.

éch. H. du Lab. de botanique de Toulouse N° 129.
Royal botanic Garden, Edimburgh Ward. May 1913.
N. W. Yunnan et E. Tibet N° 257.
T. 71 µ.
C. la mesexine forme des vermiculations importantes.
C. m. légèrement plus épaisse que la calotte.
Z. ponctuée.

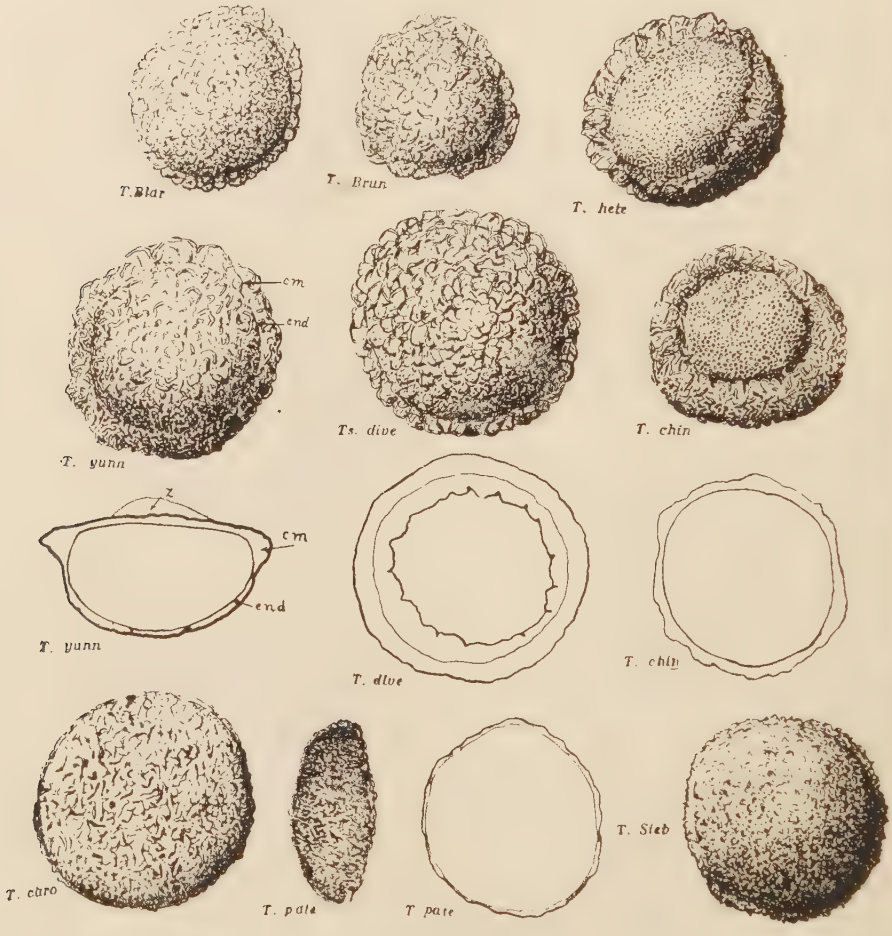


Tableau LVII

Pollens de *Tsuga* × 400

Tsuga canadensis (L.) Carrière.

éch. H. du M. Verrières-le-Buisson, Les Barres.
T. 57 µ.
C. la mesexine forme des arceaux très nets.
C. m. assez importante.
Z. ponctuée.

Tsuga caroliniana Engelmann.

éch. H. du M. Caroline du Nord N° 334.
T. 71,5 μ.
C. mince. Les éléments de la mésexine forment des vermiculations espacées.
C. m. n'est pas plus épaisse que la calotte.
Z. porte des ponctuations parfois allongées et anastomosées.

Tsuga chinensis (Franch.) Pritzl.

éch. Tchen-Keou-Tin Chine, R.P. Farges, H. du M. 838 bis. H. du M. Su Tchuen. Arboretum des Barres
T. 66,5 μ ; grains de dimensions variables.
C. épaisseur variable, les éléments de la mésexine forment de gros arceaux parfois anastomosés.
C. m. importante, nettement plus épaisse que la calotte, type *Yunnanensis*.
Z. ponctuée.

Tsuga diversifolia (Maxim.) Masters.

éch. H. du M. Abbé Faurie Hirosaki, Japon, avril 1888. H. du M. Japon N° 13511. Les Barres.
T. 71,5 μ.
C. les éléments de la mesexine forment des arceaux un peu contournés.
C. m. importante, soutenue par de grands arceaux de mesexine.
Z. porte des ponctuations parfois anastomosées.

Tsuga heterophylla (Raf.) Sargent.

éch. Herbier de Toulouse - Montesano Washnigton - New-York botanical Garden N° 95.
T 60 μ.
C. peu épaisse ; la mesexine forme des arceaux entre croisés et anastomosés.
C. m. importante.
Z. ponctuations ténues.

Tsuga patens Downie.

éch. H. du M. Su Tchuen N° 29 b.
T. 61 μ.
C. très peu épaisse ; la mésexine forme des vermiculations compactes.
C. m. pas plus épaisse que la calotte.
Z. ponctuée.

Tsuga Sieboldii Carrière.

éch. H. du M. Tschonoski Senano, Japon 1864.
T. 66 μ.
C. peu épaisse ; mésexine formant des vermiculations plus ou moins anastomosées.
C. m. pas plus épaisse que la calotte.
Z. ponctuations serrées.

Tsuga yunnanensis (Franch.) Masters.

éch. H. du M. ; (F. Rock Yunnan Octobre 1922 N° 3540. — (Herb. of the Arnold Arboretum).
T. 74 μ.
C. peu épaisse, arceaux de mésexine.
C. m. très importante.

2° Hybrides

Les pollens de certaines espèces de *Tsuga* m'ont semblé particulièrement intéressants à étudier.

Nous avons déjà eu l'occasion de constater que :

1° Les pollens des Abiétinées à ballonnets, hybrides entre deux espèces définies, contiennent *toujours* une certaine proportion de pollens anormaux.

2° Les pollens prélevés sur des arbres formant de vastes peuplements d'une seule espèce sont normaux dans des proportions atteignant au moins 98 pour 100.

L'étude des grains de pollen de *T. longibracteata* Cheng ; *T. Hookeriana* (Murr.) Carrière ; *T. crassifolia* Flous (1) nous a révélé que :

1° les préparations présentent 100 pour 100 de grains anormaux, autrement dit, tous les pollens sont avortés ou présentent des malformations ;

2° tous les pollens de ces préparations présentent un système anémochorique beaucoup plus important que celui des pollens du genre *Tsuga*, en particulier ils ont presque tous des ballonnets.

Nous en déduirons que ces pollens proviennent d'hybrides et que, l'un des parents étant un *Tsuga*, l'autre est une espèce dont le pollen porte des ballonnets.

On est donc en présence d'hybrides intergénériques. Le Professeur Gaussen a bien voulu déterminer les parents, et nous avons nommé les nouveaux genres dont l'étude suit :

Genre *Tsugo-Keteleeria*

Tsugo-Keteleeria longibracteata (Cheng) Gaussen-Van Campo = *Tsuga longibracteata* Cheng = *Tsuga chinensis* (Franch.) Pritzel × *Keteleeria Evelyniana* Masters.

éch. Yunnan 18.4.1936 — leg. Tsoong — Herbier de Toulouse.

T. variable.

C. La calotte porte des réticulations assez grosses et son aspect est peu différent de celui de la calotte de *Keteleeria Evelyniana*.

B. ex. Les grains présentent en général deux ballonnets à leur partie distale, mais ces ballonnets n'offrent jamais un aspect normal, leur forme, ainsi que leur volume sont toujours très variables d'un grain à l'autre. L'exine de ces ballonnets est entièrement du type *Keteleeria*.

(1) Je n'ai pas assez de documents concernant *T. Jeffreyi* Henry, pour me prononcer sur l'origine hybride de cette espèce uniquement sur des données polliniques.

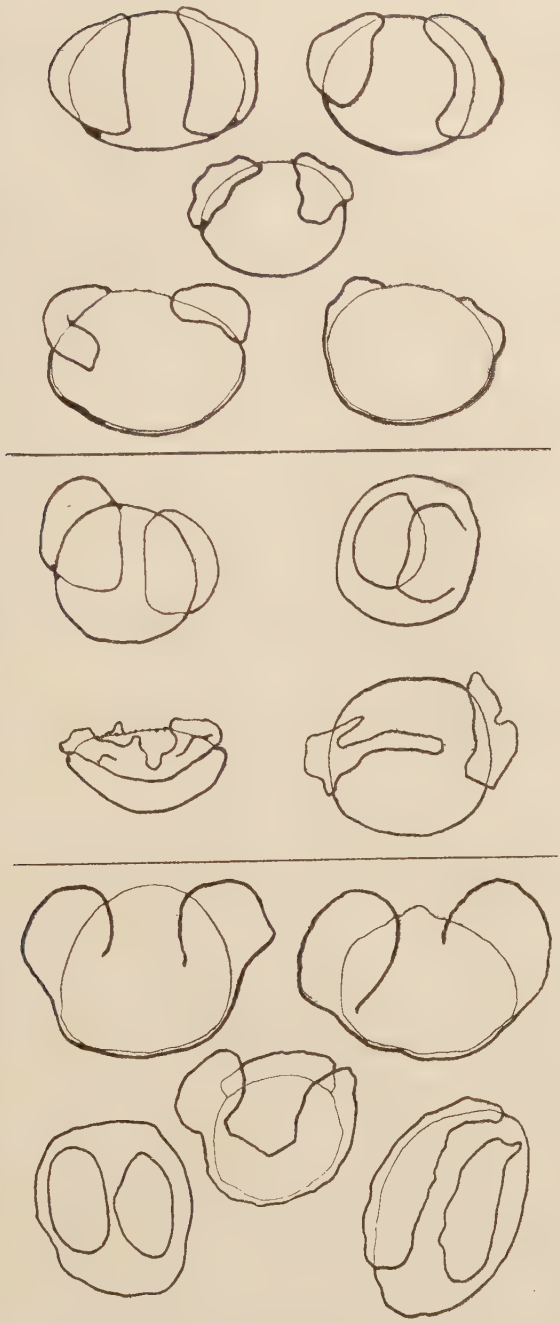


TABLEAU LVIII
Pollens × 400

GENRE *TSUGO-PICEA*

Tsugo-Picea Hookeriana (Murr.) Gaussen-Van Campo = *Tsuga Hookeriana* (Murr.) Carrière = *Tsuga heterophylla* (Rafin. ?) Sargent × *Picea sitchensis* (Bougard) Carrière.

éch.	*Tsuga Pattoniana* Engelm. H. du M. Amérique, juillet 1911 N° 895. H. du M. Sequoia region N° 242.
T.	64 μ, très variable.
C.	peu épaisse, portant des boursoufflures.
B.	Les ballonnets portent une réticulation fine à mailles fermées : ils ont des formes extrêmement variables. Voir Tableau.

GENRE *TSUGO-PICEO-PICEA*

Tsugo-Piceo-Picea crassifolia (Flous) Gaussen-Van Campo = *Tsuga crassifolia* Flous = *Tsugo-Picea Hookeriana* (Murr.) Gaussen-Van Campo × *Picea Engelmanni* (Parry) Engelmann.

éch.	Laboratoire Forestier de Toulouse N° 57.
T.	variable, de 40 à 75 μ environ.
C.	d'épaisseur variable, porte de fines réticulations comme dans le genre *Picea*.
B.	sont relativement volumineux, ce qui s'explique dans ce genre parce qu'il y a plus de « sang » *Picea* que de « sang » *Tsuga*.

LES POLLENS DES MELEZES

Les pollens des *Larix* sont caractérisés par le manque de ballonnets et de calotte.

Les grains des différentes espèces de *Larix* sont tous semblables, je me bornerai donc à décrire en détail ceux de *Larix europaea* et à donner les schémas des quelques espèces que j'ai pu observer.

Les pollens frais de *Larix europaea* sont sphériques dans les préparations ; les dimensions sont assez variables : 100 μ en moyenne de diamètre. Dans l'atmosphère ces pollens présentent leur partie distale invaginée à l'intérieur du grain.

Exine. — L'exine est fine, lorsqu'elle éclate dans les préparations elle se plisse et se recroqueville formant ainsi à la surface du grain tout un réseau de lignes, Tab. LIX, fig. 6. Sur certains grains vidés de leur contenu il m'a semblé apercevoir une marque triradiée ; toutefois les considérations qui précèdent rendent prudent pour son interprétation.

L'ectexine qui formait le système anémochorique des pollens à ballonnets a presque disparu ici, elle forme à la surface de l'endexine un fin réseau portant de minuscules papilles ; ce réseau est irrégulier, il s'interrompt par endroits, parfois il se soulève, donnant l'impression d'une sorte de desquamation à la surface du grain.

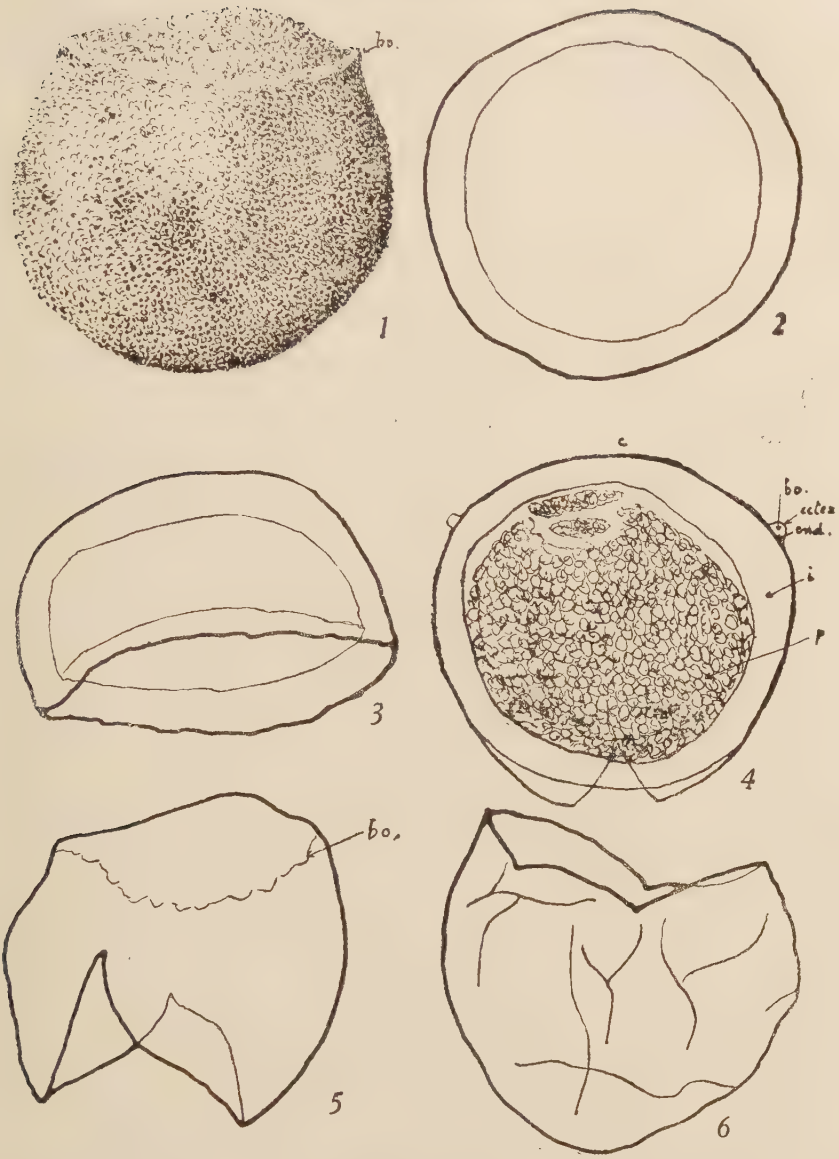


TABLEAU LIX

Grains de pollen de *Larix europaea* × 600

1. Pollen turgescent vu de profil.
2. Le même vu par la calotte.
3. Grain sec vu de profil.
4. Coupe optique d'un grain vu de profil.
5. Le même vidé montrant l'emplacement du bourrelet *bó*.
6. Exine vide plissée.

Pour les abréviations se reporter au Tableau II, page 32.

Zone germinale. — La zone germinale n'est pas individualisée, le grain de pollen livre passage à son contenu par une fente dont l'emplacement n'est pas déterminé.

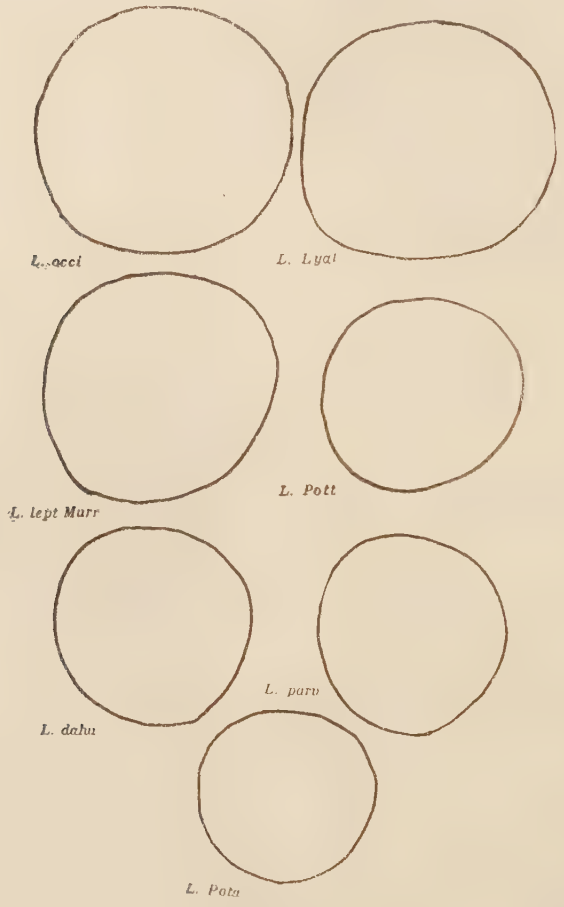


Tableau LX

Pollen × 400

Au lieu de *L. Pott.* lire *L. laricina*

Bourrelet. — Sur quelques grains il est possible d'apercevoir, à la partie proximale un très fin bourrelet circulaire, la plus petite des deux surfaces délimitées sur le grain par le bourrelet correspond à la calotte des grains de pollen à ballonnets ; elle est située à la partie proximale du grain ; en effet, dans la tétrade, les grains sont adhérents par cette surface, c'est aussi la partie du grain où se différencient les deux cellules appelées prothalliennes. en outre, l'exine ne se fend presque jamais dans cette partie du grain.

Contenu du grain. — L'intine est hyaline et épaisse, elle complète la protection du grain que l'exine seule, à cause de sa fragilité, n'assurerait peut-être pas complètement. Le protoplasme clair est peu important. Le corps pollinique est volumineux et à peu près sphérique, il semble hétérogène, à sa partie proximale se détachent deux cellules dégénérescentes.

GENRE *LARIX* (voir p. 70 Abréviations)

Larix europaea DC.
éch. H. du M. ; Tyrol, 31 mai 1878. Verrières-le-Buisson.
T. 78 μ.

Larix dahurica Turcz.
éch. Les Barres.
T. 65 μ.

Larix laricina var. *parvistrobus* Jaun. et de Ferré.
éch. Lab. for. de Toulouse, 1946.
T. 62 μ. n

Larix leptolepis Sz. var. *Murrayana* Maxim.
éch. Japon, 1862 — Toulouse, Herbier du Lab. for. de Toulouse.
T. 75 μ.

Larix Lyallii Parl.
éch. 10847 Toulouse, Herbier du Laboratoire Forestier.
T. 83 μ.

Larix occidentalis Nutt.
éch. N.Y.B.G. 80 Toulouse, Herbier du Laboratoire Forestier.
N.Y.B.G. 586 Toulouse.
H. du M., Mount Poddo (Adams) Washington. Lept. 1883.
T. 86 μ.

Larix Potanini Bat.
éch. H. du M. 782 Ta-Tsien Lou. Setchuen, 12.1890.
T. 57 μ.

Larix laricina Koch.
éch. N.Y.B.G. 4417 Flora of Newfoundland.
T. 66 μ.

LES POLLENS DES PSEUDOTSUGA

Les grains de pollen des différentes espèces de *Pseudotsuga* ne diffèrent que par leur taille et par d'infimes détails de l'exine. La classification dans ce genre m'a été impossible.

Je n'ai qu'assez peu de documents polliniques sur le genre *Pseudotsuga* ; je donnerai la description détaillée du grain de *P. Douglasii* et le schéma des pollens que j'ai pu étudier.

Les grains de pollen de *P. Douglasii* sont remarquables par l'absence de tout système anémochorique. Les grains sont sphériques et volumineux, dans les préparations faites à partir du pollen frais leur diamètre est de 140 μ environ.

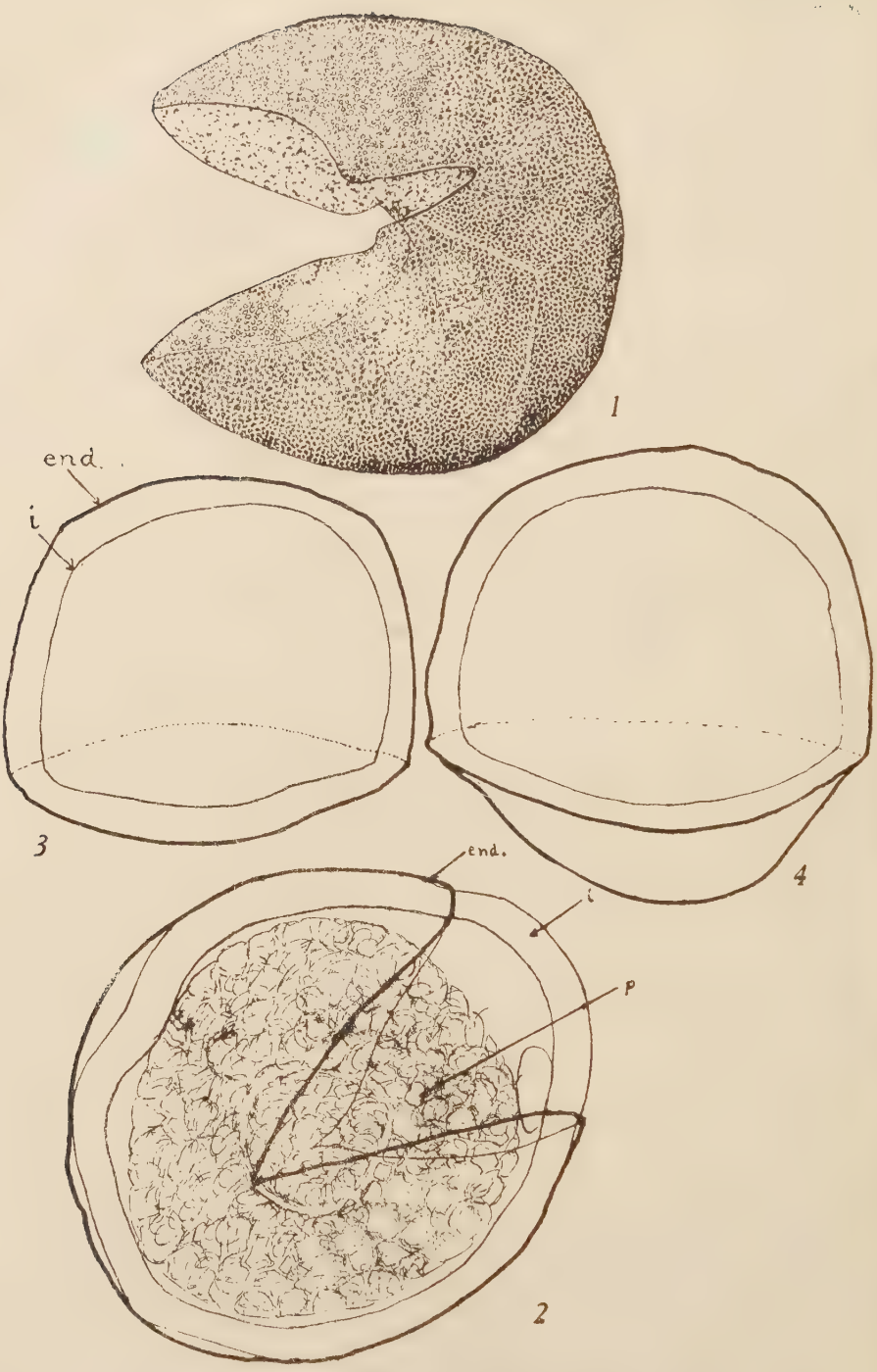


TABLEAU LXI

Grains de pollen de *Pseudotsuga Douglasii* 600

1. Exine vide portant la marque de la tétrade.
2. Coupe optique d'un pollen éclaté.
3-4. Coupe optique de pollens secs provenant d'herbiers.

Pour les abréviations voir tableau 2, page 32.

Lorsque ces grains de pollen sont examinés à sec ou dans des préparations faites à partir du pollen d'herbier, Tab. 61, fig. 3 et 4, la plupart présentent à leur partie distale une dépression en tout point comparable à celle rencontrée chez les grains secs de *Tsuga* ou *Larix*.

Exine. — L'exine est très fine et fragile, elle se rompt souvent dans les préparations, Tab. LXI, fig. 1 ; elle porte des ornementations qui ne sont facilement visibles que sur des exines vidées de leur contenu ; le réseau très ténu, à mailles étroites, qui enveloppe le grain est le reste de l'ectomésexine des grains à ballonnets ; à l'opposé de ce qui se passe chez les *Larix*, l'ectomésexine adhère toujours très intimement à l'endexine.

Sur les exines vides, il est possible d'apercevoir l'empreinte du trièdre de contact des grains dans la tétrade. Cette marque triradiée a été rarement signalée chez les Abiétinées (v. p. 20).

Zone germinale. — Ce grain n'a pas de zone germinale individualisée, étant donné la fragilité de l'exine, celle-ci se déchire largement et le contenu du grain, entouré de l'intine, se libère peu à peu. Tabl. LXI, fig. 2.

Contenu du grain. — L'intine est une membrane hyaline très épaisse et élastique, avec l'exine, elle protège le contenu du grain..

Le protoplasme clair entoure le corps pollinique qui présente une légère concavité à la partie distale, deux cellules dégénérescentes s'en détachent souvent à sa partie proximale.

Le corps pollinique semble contenir une grande quantité de grains d'amidon.

GENRE *PSEUDOTSUGA* (voir p. 70 Abréviations)

Pseudotsuga Caesia (Schwerin) Flous.

éch. H. du M. Colombie Britannique. Berlooz 1924. Présomptions d'hybridité.

T. 90 µ.

Pseudotsuga Douglasii Carrière.

éch. H. du M. N° 1259, Flora of Séquoia gigantea region, 1893, G. Hansen.
Les Barres, Verrières-le-Buisson.

T. 103 µ.

Pseudotsuga glauca Mayr.

éch. H. du M., N° 30, Amérique (Idaho), 1896, H. E. Brown.
N° 829, Nouveau Mexique, det. Flous.

T. 89 µ.

Pseudotsuga Guinieri Flous.

éch. H. de la Faculté de Toulouse, 157, Arizona.
H. du M., échantillon type, Mexique.
Les grains sont de dimensions constantes dans les préparations, il semble donc bien que l'espèce étudiée ne soit pas hybride.

T. 80 µ.

Pseudotsuga macrolepis Flous.
éch. H. du M. Mexico, avril 1839.
T. 83 µ.

Pseudotsuga Rehderi Flous.
éch. Herbier de la Faculté de Toulouse-Saint-Béat. L'espèce étudiée est nettement hybride.
T. 114 µ.

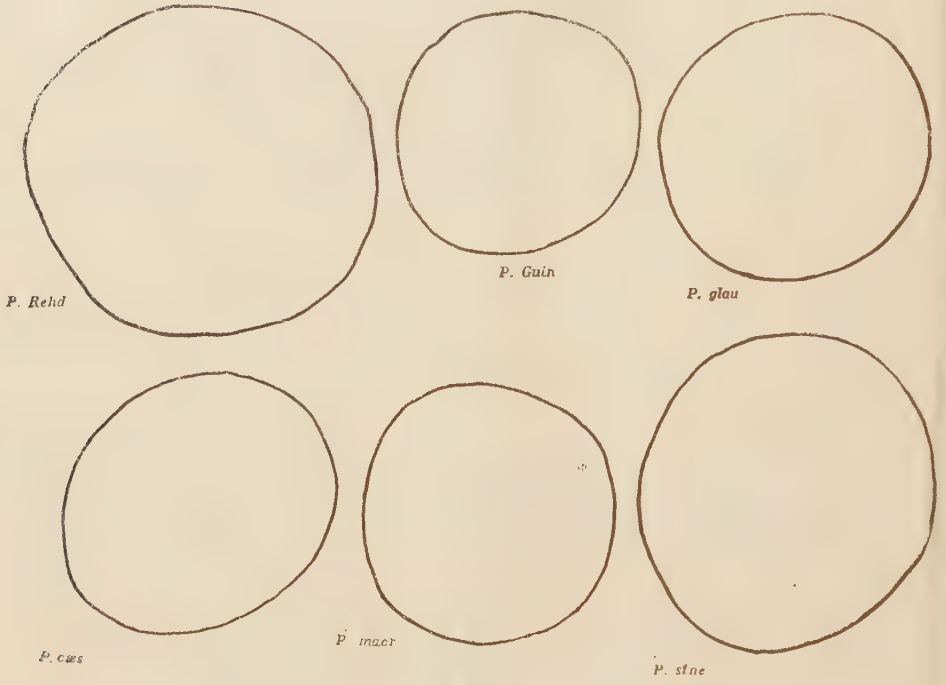


Tableau LXII

Pollens de *Pseudotsuga* × 400

Pseudotsuga sinensis Dode.
éch. H. du M., N° 6570 Yunnan, 1909. Ducloux.
T. 101 µ.

CONCLUSION

Les pollens des genres *Larix* et *Pseudotsuga* sont évolués puisqu'ils ont perdu leur sac à air, et sont généralement de grande taille. Cette disparition des ballonnets et de la calotte peut être logiquement admise puisqu'on l'a vu se réaliser presque complètement chez certains hybrides entre espèces portant des ballonnets.

Le genre *Larix* serait beaucoup moins évolué que le genre *Pseudotsuga* par la taille inférieure de ses pollens et le vestige de sac à air que peut constituer le bourrelet.

Ces grains, qui sont évolués dans la famille des Abiétinées, peuvent sembler très primitifs à certains égards. Leur aspect extérieur rappelle d'assez loin l'aspect des pollens de Cordaïtales qui étaient subsphériques et portaient une marque triradiée. Il s'agirait ici d'un faux retour ancestral puisque le pollen des Cordaïtales avait un volumineux sac à air ; il est donc possible qu'on se trouve, pour les pollens de *Pseudotsuga*, en présence d'un cas de surévolution ; néanmoins cette surévolution qui se manifeste uniquement dans le pollen peut paraître étonnante.

Les pollens de *Larix* et de *Pseudotsuga* ne possèdent pas de zone germinale bien différenciée, les changements de forme s'effectuent par invagination de la partie distale du grain à l'intérieur de celui-ci ; ce procédé primitif est commun à toutes les Conifères.

DONNEES POLLINIQUES SUR L'EVOLUTION DES ABIETINEES

Dans les chapitres précédents j'ai essayé de dégager, par l'étude des grains de pollen, des indications sur les affinités des espèces à l'intérieur des genres de la famille des Abiétinées ; ces indications n'ont pu être que fragmentaires. Il est bon de voir maintenant si la comparaison des différents genres entre eux permet des conclusions valables sur la phylogénie des Abiétinées.

Taille des grains de pollen. — La taille des grains de pollen m'a semblé un des caractères évolutifs les plus importants. J'ai beaucoup insisté sur ce caractère au début de ce travail ; j'ai alors établi que l'augmentation de taille des pollens était le sens de l'évolution, et il me semble intéressant de donner, pour les genres de la famille des Abiétinées un tableau indiquant les variations de taille des grains de pollen à l'intérieur de chaque genre.

	Taille min.	moy.	max.
Pinus	41 µ		64 µ
Tsuga	45 µ		72 µ
Cedrus	48 µ		66 µ
Pseudolarix		59 µ	
Larix	51 µ		86 µ
Ketelceria		83 µ	
Abies	64 µ		105 µ
Picea	67 µ		97 µ
Pseudotsuga	83 µ		117 µ

Les comparaisons doivent s'établir surtout à partir des plus petits grains de chaque genre ; il en résulte que les Pins, *Tsuga*, Cèdres, *Pseudolarix*, Mélèzes sont primitifs, et les *Keteleeria*, Sapins, Epicea, *Pseudotsuga* évolués pour le caractère taille.

Système anémochorique. — Il est admis que la disparition du système anémochorique est le sens de l'évolution.

De prime abord un rapprochement s'impose entre les grains de pollen des *Larix* et des *Pseudotsuga* qui ont perdu complètement leur sac à air et qui, de ce fait, seront considérés comme évolués.

Les grains de pollen des *Tsuga* ne possèdent pas de ballonnets ; mais l'importance du sac à air chez certaines espèces, et sa surface bien supérieure à celle qu'occupe la calotte sur un grain de pollen à ballonnets, conduit à se demander si ces grains descendent de grains de pollen à ballonnets, ou, s'ils ne représentent pas, plutôt, un des stades de réduction régulière du système anémochorique d'un ancêtre à sac à air unique. Cette conception sépare profondément le genre *Tsuga* des autres genres d'Abiétinées, mais elle semble d'autant plus justifiée que l'ectomésexine a, dans le genre *Tsuga*, une structure très particulière. Ce genre serait très primitif, mais il ne faut pas exclure l'idée de surélévation pour ce genre très particulier.

Le vaste sac à air, enveloppant le grain, étant primitif, il serait intéressant de savoir quel a été le processus de sa disparition. R. Florin a trouvé des grains de pollen fossiles montrant que l'accolement de l'ectomésexine à l'endexine, s'était produit d'abord à la partie proximale du grain. Toutefois si cet accolement progressif avait été le seul processus de réduction du système anémochorique, on se trouverait, dans la nature actuelle, en présence de grains ayant un sac à air annulaire (voir fig. 9, nos 3 et 4). Il est possible

Fig. 9

que le bourrelet du pollen du *Larix* soit le dernier stade de cet accolement. Mais ici une remarque s'impose, les pollens les plus petits du genre Pin, ceux qui sont par conséquent les moins évolués, ont un « corps » qui a la forme d'un ellipsoïde allongé ; les pollens à sac à air unique, sphérique ou annulaire, qui ont donné ces grains avaient donc subi un « étirement » préalable qui a orienté le système anémochorique vers les deux extrémités de l'ellipsoïde ; ainsi pourrait s'expliquer l'acquisition d'une symétrie d'ordre 2, c'est-à-dire l'apparition de deux ballonnets.

Dans cette hypothèse de l'accolement progressif des parois du sac à air primordial à l'endexine du corps du grain, les ballonnets emboîtants doivent être considérés comme les plus primitifs.

La présence d'une crête marginale est un stade imparfait de l'accolement de l'extomésexine à l'endexine, elle est donc un signe non équivoque d'ancienneté.

Pour comparer entre eux les différents genres, j'affecterai du signe = les genres dont les pollens portent un sac à air emboîtant, du signe —, les genres dont les pollens ont des ballonnets emboîtants, et du signe +, ceux qui portent des ballonnets globuleux. Les genres dont les pollens n'ont pas de ballonnets seront marqués du signe ++. Les genres dont les pollens ont une crête marginale seront affectés du signe —.

Nous obtenons ainsi le tableau suivant :

	Ball.	Cm.
Cordaïtales	=	
Pinus	±	—
Tsuga	—	
Cedrus	—	
Pseudolarix	+	
Larix	++	
Keteleeria	+	
Abies	+	
Picea	—	
Pseudotsuga	++	

Exine. — Les pollens à ballonnets peuvent avoir une ectomésexine de trois types différents :

1) Les éléments de la mésexine forment un réseau régulier à la surface des ballonnets.

2) Les éléments de la mésexine tendent à former un réseau à mailles ouvertes à la surface des ballonnets.

3) Les éléments de la mésexine sont disposés sans ordre apparent.

Les Pins ont un pollen à exine des types 1 ou 2, de même que les Epicea.

Les Cèdres, Sapins, Pseudolarix, *Keteleeria*, ont des pollens à exine du type 3 (le petit pollen d'*Abies nephrolepis* mis à part).

J'admettrai que les types d'exine 1 ou 2 trouvés dans le genre *Pinus* sont primitifs (—), le type 3 étant le plus évolué (+). Cette opinion semble confirmée dans le genre *Abies*, où le pollen le plus petit, c'est-à-dire le moins évolué à une exine du type 2.

Nous avons vu que l'exine du genre *Tsuga* est très particulière, les éléments de la mésexine formant des arceaux contournés sur lesquels l'ectexine est pour ainsi dire « tendue ». Cette disposition est très différente de ce que l'on rencontre chez les autres Abiétinées, et des comparaisons, quant au degré d'évolution, s'avèrent sans fondements.

	Exine
Pinus	—
Cedrus	±
Pseudolarix	+
Keteleeria	+
Abies	+
Picea	—

Chaque fois, ou presque, qu'un organe est examiné à fond, on remarque des divergences entre les stades d'évolution atteints par les différentes parties qui le composent. Ainsi les grains de pollen des genres *Abies* et *Picea* possèdent à la fois des caractères évolués et des caractères primitifs. Il est difficile d'apprécier l'importance relative des caractères phylogéniques les uns par rapport aux autres,, et je ne dispose pas ici d'éléments permettant d'établir une corrélation certaine entre les caractères des pollens ; les connaissances paléobotaniques sur cette question étant encore fragmentaires.

∴

Il semble que l'on puisse conclure de cette étude que les grains de pollen ont une valeur certaine en phylogénie, et qu'ils doivent contribuer à établir les éléments d'une classification naturelle des Phanérogames.

TABLEAU RECAPITULATIF

	T.	B.	Can.	Ex.
Cordaïtes		—		
Pinus		±	—	
Tsuga	-	—		
Cedrus		—		±
Pseudolarix	-	+		+
Larix	±	+ +		
Keteleeria	+	+		
Abies	+	+		-
Picea	+	+		
Pseudotsuga	+ +	+ +		

Pour essayer d'avoir une vue d'ensemble de la famille des Abiétinées, je vais représenter sur un graphique les résultats principaux obtenus au cours de mon travail.

Les noms des genres sont écrits de la gauche vers la droite dans le sens d'augmentation de taille des pollens, les tailles comparées étant les plus petites observées dans chaque genre. Une ligne verticale représente le genre *Pinus* ; des lignes plus ou moins inclinées représentent les autres genres.

L'ancêtre commun des Pins et des *Tsuga* devant être recherché très loin dans le passé, la pente de la ligne représentant les Tsuga sur celle relative aux Pins est très faible.

Les genres Cèdres, *Pseudolarix* et *Larix*, qui ont pu avoir des ancêtres Pins, ou un ancêtre commun avec les Pins, sont représentés par des lignes ayant des pentes faibles par rapport à la verticale.

Les caractères des pollens rapprochent les genres que F. Flous avait groupés dans un même phylum, et j'ai conservé ses phylums.

Cedrus ⟶ *Abies*

Pseudolarix ⟶ *Keteleeria*

Larix ⟶ *Pseudotsuga*

J'ai tracé d'un gros trait plein les genres dont les pollens ont une exine des types 1 ou 2, les tirets représentant les exines du type 3 ; les petites croix désignent les genres n'ayant pas de ballonnets.

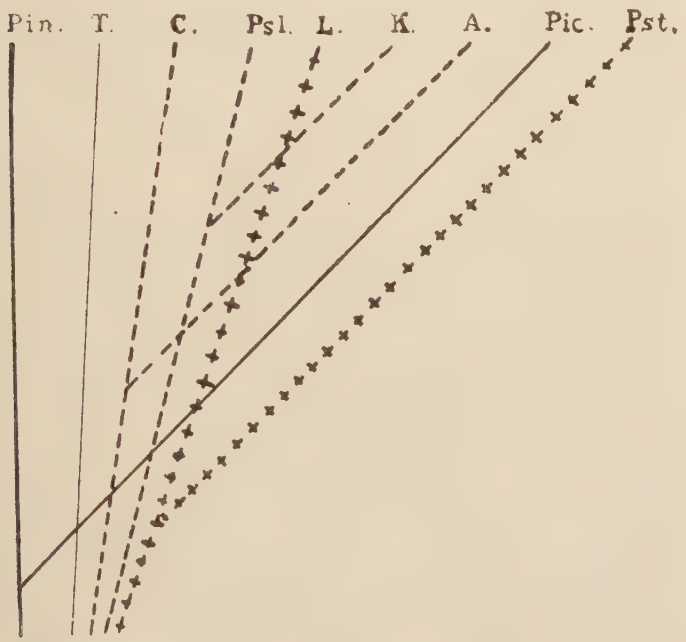


Tableau LXIII

Le pollen des Epicéas est assez semblable au pollen des Pins à ballonnets emboîtants dont il diffère dans sa morphologie externe, surtout par la taille. Le genre *Picea* semble avoir évolué très vite à partir du genre *Pinus*.

VUE D'ENSEMBLE SUR LES GRAINS DE POLLEN DES AUTRES FAMILLES DES CONIFERES

A la suite de l'étude précédente des grains de pollen des Abiétinées, il m'a paru intéressant d'avoir une vue générale sur les pollens des Conifères. Je n'ai pas fait une étude complète des grains de pollens de chaque espèce. J'ai essayé de déterminer la forme type de chaque genre. J'emprunterai à WODEHOUSE les grandes lignes des descriptions des grains de pollen des genres dont je n'ai pu avoir d'échantillons satisfaisants.

La famille des Podocarpacées sera étudiée d'abord, c'est parmi les Conifères celle dont le pollen a le plus d'affinité avec celui des Abiétinées. L'étude la plus complète des pollens de cette famille a été faite par L. H. CRANWELL sur les pollens des Podocarpacées de la Nouvelle Zélande. J'étudierai ensuite les familles de Conifères dont les grains de pollen n'ont pas de ballonnets, en commençant par les familles dont les pollens sont les plus petits.

PODOCARPACEES

J'ai été frappé dès l'abord de constater chez les Podocarpacées qui possèdent des grains de pollen à ballonnets, une tendance marquée à acquérir une symétrie d'ordre 3 par rapport à l'axe des grains. (Je rappelle que l'axe d'un grain de pollen est la droite qui joint, chez les Conifères, le centre de la partie proximale au centre de la partie distale). En effet, de nombreux pollens de ce genre possèdent 3 ballonnets de type spécial (cf. *Dacrydium Pierrei*, fig. 1, 5, Tabl. LXIV). Il est aussi intéressant de noter une autre tendance des grains de pollen de cette famille, c'est la soudure fréquente des ballonnets autour de la zone germinale du grain.

Dacrydium Pierrei HICKEL (échantillon du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, — récolté en Cochinchine).

Le corps du grain a en moyenne 33,5 μ de diamètre, le diamètre total étant de 41 μ. Le corps du grain a la forme d'un ellipsoïde légèrement aplati. En coupe optique, le grain offre un profil comparable à celui du pollen de Cèdre, en effet, les ballonnets ont leur racine proximale située nettement vers le sommet du grain (fig. 3, Tabl. LXIV), la limite ballonnets-calotte est peu visible. Les racines distales des ballonnets limitent la zone germinale qui forme, en général, une bande portant de fines ornementations.

La tendance à la soudure des ballonnets sur le pourtour du grain est ici très marquée ; l'ensemble forme alors un système assez rigide, et la zone germinale devient une bande étroite, ou encore tend à ressembler à un sillon (fig. 2, Tabl. LXIV). Dans certains grains, une symétrie d'ordre 3 apparaît, conditionnée par la présence de trois ballonnets coalescents lorsque le grain est sec, et qui limitent, lorsque le grain est

turgescent, une zone germinale trifide, fig. 4, tabl. 64. Ce type de grain se rencontre dans d'autres genres de la famille, exemple : *Phyllocladus* et *Podocarpus dacrydioïdes*.

L'ectomésexine diffère de celle des Abiétinées à ballonnets par son aspect non réticulé, l'ectexine étant seulement soutenue par des travées de mésexine.

Les échantillons examinés ne m'ont pas permis de décrire l'intine et le contenu du grain.

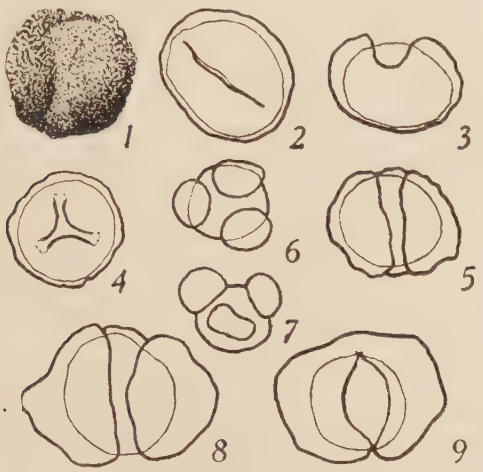


TABLEAU LXIV

Grains de pollen des Podocarpacées × 400

1-5 Pollens de *Dacrydium Pierri* — 2 et 4 hybrides
6-7 Pollens de *Microcachrys tetragona*.
8-9 Pollens de *Podocarpus macrophylla*.

Microcachrys tetragona HOCK. (Echantillon du Muséum d'H. N. de Paris, — récolté en Tasmanie.)

Le corps du grain a en moyenne 25,5 μ de diamètre, le diamètre total étant de 35 μ. Les grains de pollen sont petits et de type très spécial. Le corps du grain, subsphérique, porte, rejeté vers sa partie distale, 3 ballonnets symétriquement disposés par rapport à l'axe du grain, (fig. 6, Tabl. LXIV). Ces ballonnets ont des racines très marquées, ils peuvent être représentés par une sphère dont le cercle de contact avec le corps du grain serait situé aux 3/4 du diamètre de cette sphère.

La mésexine des ballonnets forme une réticulation fine. La calotte a une exine peu épaisse et granuleuse.

Pherosphera (1).

Phyllocladus trichomanoïdes D. DON (Description GRANWELL), 21-30 μ de diamètre — 2 ballonnets — l'exine est mince.

(1) *Pherosphera Fitzgeraldi*. F. MUELL. — (description WODEHOUSE) 23,4 à 23,9 μ de diamètre —3 ballonnets. Ce grain doit être semblable à celui de *Microcachrys*.

Podocarpus macrophylla D. Don (Echantillon du Muséum d'H. N. de Paris, — récolté au Japon.)

Le corps du grain a un diamètre de 32 μ ; le diamètre total étant de 59 μ en moyenne. Le corps du grain de pollen est subsphérique et porte 2 ballonnets volumineux. Une coupe optique du grain, vu par sa partie distale, montre que la surface occupée par un ballonnet est égale ou supérieure à la surface du corps du grain de pollen (fig. 8, Tabl. LXIV). La racine proximale d'un ballonnet est soulignée par une boursoufflure de l'ectomésexine, et la racine distale est en général marquée par un petit bourrelet. Les ballonnets ont des formes assez variables ; leurs racines distales limitent la zone germinale ; celle-ci forme une bande étroite sur toute la longueur du grain quand les ballonnets sont bien individualisés (fig. 8, Tabl. LXIV). Si les ballonnets se soudent sur le pourtour du grain de pollen, leurs racines distales dessinent une zone germinale elliptique (fig. 9, Tabl. LXIV). Le fait que l'on soit en présence d'un hybride expliquerait bien les différentes formes rencontrées dans une même préparation.

L'ectomésexine du grain n'a pas une texture alvéolaire comme celle des pollens des Abiétinées à ballonnets, l'ectexine semble être soutenue seulement par des travées de mésexine, le manque de rigidité qui en résulte explique les contours souvent irréguliers des ballonnets des grains de pollen de Podocarpus.

Les échantillons examinés ne m'ont pas permis de distinguer nettement l'intine et le contenu du grain. (2)

Saxegothea conspicua Lindl (Echantillon du Muséum d'H. N. de Paris, — récolté au Chili.)

Les grains ont un diamètre de 29 μ environ. Les grains que j'ai pu examiner sont sphériques et ne portent pas de ballonnets. Les échantillons étudiés n'offrent peut-être pas toutes les garanties de pureté.

Les différences profondes existant entre les grains de pollen des genres de cette famille conduisent à penser que les Podocarpacées sont très anciennes, les genres seraient séparés depuis très longtemps. Il semble que l'on puisse conclure que cette famille est plus ancienne que celle des Abiétinées dont les pollens présentent entre eux des différences moins profondes. D'autre part les pollens sont en général plus petits que ceux des Abiétinées, ce qui indiquerait qu'ils sont plus primitifs. Cette opinion s'appuie aussi sur le fait que les ballonnets ont un volume, par rapport au grain, plus grand chez les Podocarpacées que chez les Abiétinées.

Il est évidemment très ambitieux de tirer de l'étude sommaire qui précède des conclusions d'ordre phylogénique. Toutefois, en prenant pour base les sens d'évolution adoptés pour les caractères des grains de pollen des Abiétinées, je vais essayer de classer les différentes formes de pollen de la famille des Podocarpacées. Une première constatation s'impose, à

---

(2) *Podocarpus dacrydioides* Rich. (description Wodehouse) 44,5 à 45,6 μ de diamètre — 3 ballonnets subtriangulaires.

l'inverse de ce qui se passe chez les Abiétinées, nous ne trouvons pas ici une forme de base de laquelle il serait possible de faire dériver toutes les autres. Il semble que nous soyons en présence de deux sous-phylums dont l'ancêtre commun n'est pas connu.

Le premier sous-phylum comprendrait les genres *Microcachrys*, *Pherosphera*, *Saxegothea*. Il est possible de supposer que le genre *Saxegothea* dérive des autres par perte des ballonnts, il serait donc plus évolué, mais c'est une hypothèse des plus fragiles.

Le second sous-phylum comprendrait les genres *Podocarpus*, *Dacrydium* et *Phyllocladus*.

L'étude approfondie de cette famille serait intéressante, il est malheureusement très difficile de se procurer du pollen frais de toutes les espèces pour faire des observations suffisantes. Je fais donc toute réserve nécessaire sur mon interprétation de la phylogénie des Podocarpacées.

CUPRESSACEES

Les grains de pollen des différentes espèces de cette famille sont semblables entre eux et ne peuvent se distinguer que par leur taille, d'une façon d'ailleurs toute approximative. Les grains sont sphériques lorsqu'ils sont turgescents ; dans l'atmosphère, leur partie distale est invaginée dans leur partie proximale. L'exine, assez résistante, est un peu granuleuse et porte de petites pustules plus ou moins denses sur toute sa surface. Les grains de pollen ne présentent pas de zone germinale différenciée, et, lorsque le grain est turgescent, il est impossible de distinguer la partie proximale de la partie distale du grain. L'ensemble intine-protoplasme clair entoure un corps pollinique petit et de forme irrégulière.

J'ai pu examiner quelques grains de pollen des espèces suivantes :

Actinostrobus acuminata. (Echantillon du Muséum d'H. N. de Paris, — récolté en Australie.) Le diamètre des grains est de 32 μ environ (fig. 6, Tabl. LXV).

Callitris quadrivalvis Vent. (Echantillon du Muséum d'H. N. de Paris, — récolté à Alger.) Diamètre 30,5 μ (fig. 4, Tabl. LXV).

Chamaecyparis Lawsonia. (Echantillon récolté à l'Arboretum Vilmorin à Verrières-le-Buisson). Les grains ont un diamètre de 33,5 μ en moyenne. L'exine granuleuse porte peu de pustules, il semble toutefois qu'il y en ait moins à un pôle qu'à l'autre. Nous aurions donc ici à la partie distale une légère différenciation de la zone germinale (fig. 9, Tabl. LXV).

Cupressus lusitanica Mill (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté au Portugal — N° 1471). Diamètre 33 μ (fig. 8, Tabl. LXV).

Cupressus sempervirens L. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté en Lombardie). Diamètre 28 μ.

Diselma Archeri Hook. f. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté en Tasmanie). Diamètre 25,5 μ (fig. 2, Tabl. LXV).

Fitzroya patagonica Hook. f. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté au Chili). Diamètre 30 μ.

Fokenia Hodgensii, Henri et Thom. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté au Tonkin). Diamètre 32 μ. (fig. 5, Tabl. LXV).

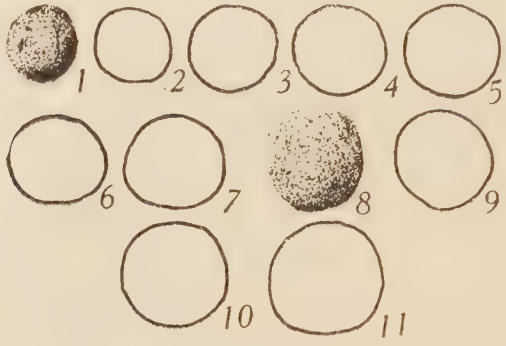


Tableau LXV

Grains de pollen des Cupressacées × 400

1. Pollen de *Widdringtonia cupressoides*
2. — *Diselma Archeri*.
3. — *Thuya occidentalis*.
4. — *Callitris quadrivalvis*.
5. — *Fokenia Hodgensii*.
6. — *Actinostrobus acuminata*.
7. — *Juniperus oxycedrus*.
8. — *Cupressus lusitanica*.
9. — *Chamaecyparis Lawsoniana*.
10. — *Chamaecyparis sp.*
11. — *Libocedrus decurrens*.

Juniperus Oxycedrus Link. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté au Liban). Diamètre 35 μ (fig. 7, Tabl. LXV).

Libocedrus decurrens Torr. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté en Californie). Diamètre 38 μ (fig. 11, Tabl. LXV).

Thuya occidentalis L. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris). Diamètre 29 μ (fig. 3, Tabl. LXV).

Thuyopsis dolobrata S. et Z. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté au Japon). Diamètre 27 μ.

Widdringtonia cupressoides Endl. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté en Afrique australe). Diamètre 24 μ (fig. 1, tabl. LXV).

En considérant le caractère taille, on peut supposer que les genres *Actinostrobus*, *Diselma*, *Widdringtonia* sont les plus primitifs ; *Chamaecyparis*, *Libocedrus* les plus évolués.

TAXODIACEES

Les grains de pollen des différentes espèces de cette famille sont sphériques à l'état turgescent. Dans l'atmosphère la partie distale du grain est invaginée dans la partie proximale. La partie distale du grain porte en son centre un petit mamelon de forme et de dimensions variables, par lequel le grain émet le tube pollinique. Vu de face, le mamelon dessine un demi-cercle à la surface du grain (fig. 8, Tabl. LXVI).

L'exine porte des granulations de tailles variables, fines chez *Cryptomeria*, grosses chez *Sciadopitys*. Autour du mamelon les granulations sont plus fines.

L'intine des grains est en général considérée comme épaisse, le corps pollinique étant petit et de forme irrégulière, elle occuperait tout le volume restant du grain. Sur des grains de pollen de *Cryptomeria japonica*, examinés à l'immersion, à un grossissement de 1300, la partie extérieure de l'intine semble plus réfringente que le protoplasme sous-jacent qui est la partie hygroscopique du grain. Si nous conservons la conception d'une intine épaisse, il faut admettre qu'elle se compose de 2 parties, une partie externe, adjacente à l'exine et résistante, une partie interne fortement hygroscopique. Il semble que la notion d'intine épaisse puisse se conserver, puisque les deux parties qui la composent sont pratiquement invisibles à un grossissement normal

J'ai pu examiner quelques grains de pollen des espèces suivantes :

Athrotaxis selaginoides Don. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté en Tasmanie). Diamètre 27 μ. Ce grain a des ornementations irrégulières, quelques ponctuations sont assez grosses. Le mamelon est peu visible (fig. 1, Tabl. LXVI).

Cryptomeria japonica, (échantillon du Jardin des Plantes de Toulouse). Diamètre 32 μ. L'exine est ponctuée, les ornementations sont plus fines sur la zone distale autour du mamelon qui est très visible (fig. 8, Tabl. V).

Cunninghamia sinensis, (échantillon provenant de l'Arboretum des Barres). Diamètre 40 μ. Ce grain est relativement gros et porte de fines granulations (fig. 8, Tabl. LXVI).

Glyptostrobus (1).

Sciadopitys verticillata Kü. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris). Diamètre 43 μ. Les grains de pollen de cette espèce sont relativement gros, l'exine porte des ornementations en forme de papilles. Ce grain a l'exine la plus ornée de tous ceux que j'ai pu examiner dans cette famille. La partie distale du grain est nettement différenciée par ses ornementations plus fines. Le mamelon, qui est petit, se dis-

(3) *Glyptostrobus heterophyllus*, Endl. (description Wodehouse). Diamètre de 28,6 μ à 30,8 μ. Ce grain porte un petit mamelon. Wodehouse a pu observer des grains réunis en tétrade, et confirmer ainsi s'il en était besoin, que la papille se trouve au centre de la partie distale du pollen

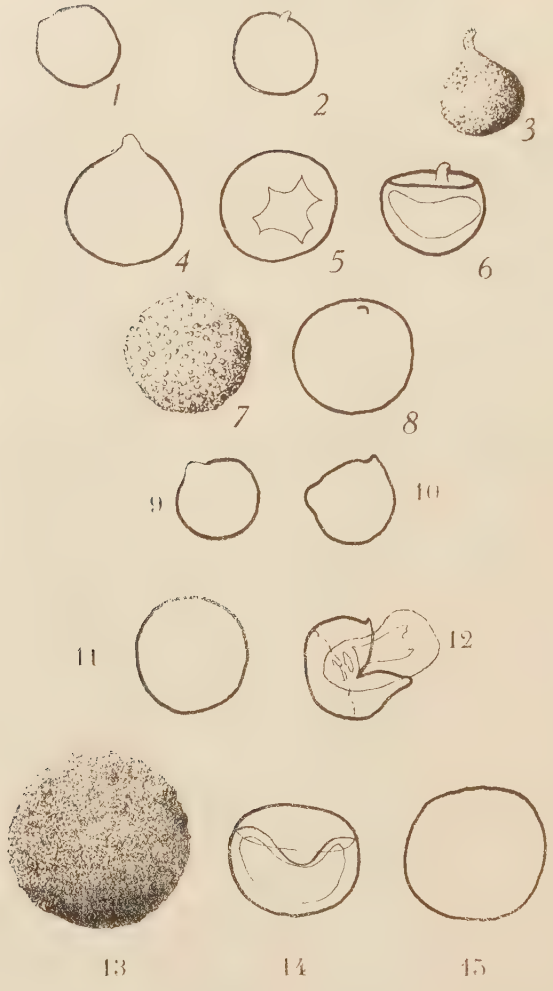


TABLEAU LXVI

Grains de pollen des Taxodiacées × 400
1. Pollen de *Athrotaxis selagnioides*
2. Pollen de *Taxodium distichum*.
3. Pollen de *Sequoia gigantea*.
4-5-6 Pollen de *Sequoia sempervirens*.
7. Pollen de *Sciadopitys verticillata*.
8. Pollen de *Cunninghamia sinensis*.

Grains de pollen des Taxacées × 400
9. Pollen de *Torreya californica*.
10. Pollen de *Torreya nucifera*.

Grains de pollen des Cephalotaxacées × 400
11. Pollen de *Cephalotaxus drupacea*.
12. Le même libérant son contenu.

Grains de pollen des Araucariacées × 400
13. Pollen de *Araucaria brasiliana*.
14-15 Pollen de *Agathis alba*.

lingue uniquement lorsque le grain est de profil (fig. 7, Tabl. LXVI).

Sequoia gigantea, (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté en Californie). Diamètre 27 µ. Ces grains à exine ponctuée, sont remarquables par la taille considérable de leur mamelon 5 à 7 µ, qui est plus ou moins recourbé, (fig. 3, Tabl. LXVI).

Sequoia sempervirens, (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris et échantillon récolté au Jardin des Plantes de Toulouse). Diamètre 38,5 µ. Le grain est plus gros et porte un mamelon plus court que le pollen de l'espèce précédente, (fig. 4, 5, 6, Tabl. LXVI).

Taxodium mucronatum Hott. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris). Diamètre 28 µ. Les grains sont semblables à ceux de l'espèce précédente. Les ornementations sont toutefois un peu plus marquées.

Le petit mamelon commun à tous les grains de pollen de cette famille peut être considéré comme un essai de différenciation d'un pore au centre de la zone germinale. Cette forme du grain serait donc plus évoluée que celle des Cupressacées.

Cette description sommaire des grains de pollen de la famille des Taxodiacées ne permet pas de conclusions phylogéniques solides ; toutefois, je pense que les genres *Athrotaxis, Taxodium* peuvent être considérés comme primitifs ; les genres *Sciadopitys, Cunninghamia, Sequoia,* comme évolués.

TAXACEES

Les grains de pollen des différentes espèces de cette famille sont sphériques à l'état turgescent, et ont, dans l'atmosphère, leur partie distale invaginée dans leur partie proximale. L'exine porte de fines ornementations qui sont toutefois absentes sur la presque totalité de la zone germinale qui est légèrement bombée. Certains grains, vus de profil, présentent deux oreillettes qui indiquent en réalité la coupe optique d'un bourrelet qui entoure la zone proximale.

J'ai pu examiner les grains de pollen des espèces suivantes :

Taxus brevifolia, Natt. (échantillon du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris — récolté en Californie).

Torreya nucifera, (échantillon récolté à l'Arboretum des Barres). Diamètre 29 µ (fig. 10, Tabl. LXVI).

CEPHALOTAXACEES

J'ai pu étudier le pollen de *Cephalotaxus drupacea,* (échantillon récolté à l'Arboretum de Barres). Diamètre 40 µ. (fig. 11, 12, Tabl. LXVI).

L'exine du grain est fine et porte des granulations très apparentes et irrégulièrement disposées à la surface du grain.

Il m'a été possible de constater chez certains grains la présence de deux cellules prothalliennes dégénérescentes à la partie dsitale du corps pollinique.

ARAUCARIACEES

Les grains de pollen des espèces de cette famille sont de grande taille, ils sont subsphériques à l'état turgescent, dans l'atmosphère la partie distale des grains est invaginée dans la partie proximale. La partie distale porte des ornementations très fines tandis que le reste du grain est recouvert d'épaisses ornementations. Ces grains peuvent, par leur aspect, être comparés aux grains de pollen des *Tsuga* sans ballonnets. L'épaississement de l'exine explique la présence d'une zone germinale très bien différenciée, dont l'exine, peu épaisse, permet, par rupture, l'émission du tube pollinique.

L'intine est assez épaisse et le corps pollinique a la forme classique d'un hémisphère dont la base est incurvée à l'intérieur. Il contient de nombreux grains d'amidon.

J'ai pu étudier les grains de pollen des espèces suivantes :

Agathis alba Lamb. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté à Luçon, îles Philippines). Diamètre 46 µ. Les ornementations portées par l'exine font ressembler celle-ci à la surface d'un dé à coudre. La zone germinale ne présente pas d'ornementations (fig. 14, 15, Tabl. LXVI).

Araucaria brasiliana Rich. (échantillon du Muséum d'H. N. de Paris — récolté au Brésil). Diamètre 59 µ. en moyenne. L'exine est épaissie par des ornementations très marquées en forme de papilles, de crêtes. L'exine recouvrant la zone germinale porte quelques fines granulations (fig. 13, Tabl. LXVI).

Les grains de pollen des Araucariacées, par leur grande taille et leur exine très ornée présentent un degré d'évolution considérable. Les familles des Abiétinées et des Podocarpacées mises à part, il semble que la famille des Araucariacées soit la plus évoluée des familles de Conifères.

DONNEES POLLINIQUES SUR L'EVOLUTION DE QUELQUES FAMILLES DE CONIFERES

Deux conceptions de l'évolution des Conifères d'après leur grain de pollen ont été publiées, l'une par WODEHOUSE en 1935, l'autre par R. FLORIN en 1944.

Les descriptions de pollen de Cordaïtales dont disposait WODEDHOUSE n'étaient peut-être pas très claires, mais il semble bien qu'il n'ait pas connu la morphologie exacte de ces pollens. Cet auteur décrit le pollen des Cordaïtes avec un sillon large et profond, le grain étant rempli par « the prothallial tissue ».

Cette conception de la morphologie du pollen des Cordaïtales a faussé complètement ses hypothèseès sur la phylogénie des Gymnospermes. En effet, la phylogénie établie par WODEHOUSE est logique, puisque du grain de Cordaïte, tel qu'il le conçoit, il faut dériver le grain de pollen des Bennettitales par suppression du « prothallial tissue » ; du grain des Bennettitales il fait ensuite dériver ceux des autres Conifères ; l'acquisition d'un système anémochorique se produisant chez les grains les plus évolués.

Je n'insisterai pas plus longtemps sur cette hypothèse puisque son point de départ est faux. Il n'en reste pas moins que WODEHOUSE a considéré le sillon comme une acquisition très importante du grain de pollen des Cordaïtales et des Coniférales ; ce point de vue a été par la suite adopté sans restriction, je citerai donc in-extenso le passage que WODEHOUSE consacre dans son livre : « Pollen grains », pages 253-254, à cette question du sillon :

« In the Abietineae and Podocarpineae wherever bladders are found they are always associated with the ancestral type of furrow — one does not exist without the other — and, judging by the way that the bladders close over the furrow forming a protection for it when the grain dries, it seems reasonable to suppose that in these grains the survival of the furrow was made possible only by the presence of the bladders. The furrow is obvious by a survival from the past on account of its presence in the grains of the Cordaïtales and Bennettitales and all other primitive groups above the Cycadofilicales. But we seek in vain for bladders of any description among these, so the bladders appear not to have been inherited in association with the furrow...

ʂ The grains of *Spencerites insignis*, among the Lycopodiales, were provided with a bladdery membrane encircling them like a frill. But neither of these grains had a furrow. Thus the bladdery wings constitute a character that was originally quite separate from and far more ancient than the ancient furrow with which it is always associated among the modern spermatophytes ».

R. FLORIN a publié en 1944 un article très important sur la phylogénie des Conifères d'après leurs grains de pollen ; ses conceptions s'appuyant sur des recherches paléobotaniques, je vais rappeler brièvement ses déductions.

Les grains de pollen des Cordaïtes du Carbonifère supérieur et du Permien inférieur, avaient un sac aérifère enveloppant, interrompu seulement au pôle distal et une fente germinale assez large et peu profonde. Au Permien supérieur on rencontre des grains de pollen semblables aux précédents et d'autres portant deux sacs à air séparés. Au Trias, on rencontre uniquement des grains à deux sacs à air.

Certaines Conifères récentes n'ont pas de sac à air, elles ont une exine fine et une intine gonflée. Les grains de pollen du *Tsuga* portent les restes d'un sac à air annulaire. D'après Florin les grains à deux sacs à air ont, comme les Cordaïtales et les plus vieilles Conifères, un sillon germinal distal qui est protégé par les sacs quand le pollen est à l'état sec. Chez les grains sans sac, le sillon peut disparaître complètement.

Les Podocarpacées et les Pinacées, quoique séparées depuis longtemps, ont une souche commune dans le complexe des Conifères paléozoïques.

Les Cordaïtales sont les ancêtres des Conifères et en particulier des Pinacées. R. Florin sépare les Taxales, qui ont des grains de pollen petits et sans ballonnets des autres Conifères. Il ne prend pas nettement position sur la question de savoir si les grains de pollen sans ballonnets des Araucariacées, Cephalotaxacées, Taxodiacées, Cupressacées, sont du type des Taxales, ou si, au contraire, elles dérivent d'ancêtres à ballonnets, mais il penche, semble-t-il, pour la deuxième opinion.

Avant de poursuivre il est de première importance de bien préciser ce que l'on entend par *sillon,* car des confusions ont trop souvent été faites entre *sillon* et *invagination*. Wodehouse désigne sous le terme « furrow » aussi bien les sillons des grains de pollen d'Angiospermes que les invaginations des grains de pollen des Bennettitales et des Abiétinées par exemple. Florin admet que les grains des Pteridospermées étaient munis d'un sillon.

Dans le vocabulaire employé dans ce travail, un sillon est une partie d'un grain de pollen d'angiosperme nettement *différenciée* et *délimitée* où l'exine est plus fine qu'ailleurs, et qui sert à l'émission du tube pollinique et aux changements de forme des grains. Le « sillon » des Pteridospermées, des Bennettitales, des Abiétinées sans ballonnets, n'est, au contraire, qu'une zone située à la partie distale du grain ; cette zone n'est ni nettement différenciée, ni nettement délimitée, et, dans de nombreux cas, son exine n'est pas différente de celle du reste du grain.

Lorsque le grain est dans l'atmosphère, il perd de l'eau, son contenu diminue de volume, l'exine s'invagine alors à l'intérieur du grain. Si le grain est sphérique, cette invagination se fait autour d'un cercle, s'il a la forme d'un ellipsoïde allongé l'invagination a lieu le long d'un méridien du grain.

Les changements de forme des grains ayant un système anémochorique sont, conditionnés par la forme du système

anémochorique ,la preuve en est faite aisément en comparant des grains à deux ballonnets du type *Pinus* à des grains de *Tsuga*. Chez les Pins, quand l'invagination se produit à la partie distale du grain, tout le système anémochorique se trouve entraîné, les deux ballonnets se rapprochent et se juxtaposent, en somme, le grain se plie en deux. Chez les *Tsuga*, au contraire, le système anémochorique annulaire ne permet que des changements de forme limités, et c'est la zone circulaire non recouverte d'ectomésexine alvéolaire, qui s'invagine à l'intérieur du grain. Cette zone ne porte aucune trace de sillon. Dans les deux cas précédents la forme et la direction de l'invagination dépendent uniquement de la forme du système anémochorique.

J'ai déjà eu l'occasion de montrer sur des grains de pollen de *Cryptomeria japonica* les nombreuses variations de la forme des « sillons » des pollens secs et sphériques, (fig. 8, Tabl. V).

Le « sillon », qui a été considéré comme la clef de voûte des études phylogéniques des grains de pollen des Gymnospermes, est soumis beaucoup plus à des exigences mécaniques qu'à des influences évolutives. On ne doit donc pas parler de « sillon » pour les grains des Conifères qui ont été étudiés, mais d'*invagination* de la partie distale du grain, ou encore de *zone germinale*.

∴

Les pollens de Conifères, qui ont fait l'objet de mon travail, ont tous comme trait commun d'être soumis à des changements de volume considérables, qui s'effectuent par invagination à l'intérieur du grain de sa partie distale ; les mouvements de la zone germinale sont dus à son élasticité, car, chez les grains qui ont un système anémochorique, elle est dépourvue d'ectomésexine alvéolaire.

Nous avons vu que la forme de cette zone germinale dépendait de la forme du système anémochorique, il n'y a donc pas lieu de faire intervenir dans la classification des Conifères la forme de la zone germinale.

Le point le plus délicat, pour l'établissement d'un tableau phylogénique des Conifères à partir de leur grain de pollen, consiste à placer l'ensemble des familles à pollen dépourvu de tout système anémochorique.

Les Cupressacées ont des grains de pollen sphériques à exine peu ornée ; les Taxodiacées ont des pollens sphériques portant un petit mamelon ; les Araucariacées ont de gros pollens à exine épaisse. Les Taxales, d'autre part, ont un pollen sphérique et les seules données polliniques ne permettent pas de séparer profondément ce groupe des autres Conifères.

Le seul indice pollinique qui permette de rapprocher les pollens à système anémochorique et les pollens qui en sont dépourvus, est l'étude des pollens sans sac à air appartenant aux Pinacées et aux Podocarpacées. En effet, dans ces familles, certains pollens ont pu évoluer vers la disparition com-

plète des ballonnets, ce sont les pollens de *Larix* et de *Pseudotsuga* pour les Pinacées, et ceux de *Saxegothea* pour les Podocarpacées. Les pollens de *Saxegothea conspicua* qui ont été étudiés ressemblent étrangement à des pollens de Cupressacées par exemple, tant par la forme que par la taille.

Il est donc possible qu'un rameau évolutif à pollen du type des Cupressacées se soit détaché très tôt d'un groupe de Cordaïtale par perte totale du système anémochorique.

En conclusion il est possible d'admettre que du groupe des Cordaïtales ou de leurs ancêtres directs, se sont détachés deux phylums principaux dont nous avons actuellement des représentants sous les yeux.

Un premier phylum, constitué par des familles dépourvues de tout système anémochorique a donné les Cupressacées dont le pollen sphérique est le plus primitif, les Cephalotaxacées, les Taxodiacées ayant un pollen à mamelon, et les Araucariacées qui semblent les plus évoluées de ce phylum par leur gros pollen à exine épaisse.

Pour ce second phylum qui comprend les Taxacées, on peut se demander avec R. Florin s'il ne descend pas des Pteridospermales. Si cette opinion se révélait exacte il faudrait séparer un groupe de Taxales de celui des Coniférales.

Mais il est également possible d'envisager, comme je l'ai fait, que les familles dont le pollen est dépourvu de système anémochorique descendent, comme celles possédant un sac à air, des Cordaïtales : les Cupressacées, Taxodiacées, Cephalotaxacées et Araucariacées auraient eu un ancêtre Cordaïtale dont le pollen aurait déjà évolué vers la perte des ballonnets.

Il ne semble pas possible sur les seuls documents polliniques, d'estimer les degrés d'évolution de ces familles les unes par rapport aux autres.

CONCLUSION

Quels sont les résultats nouveaux apportés par ce travail ?

Il paraît nécessaire d'indiquer tout d'abord la nouveauté d'un travail de ce genre. Il n'existe pas, à ma connaissance, de mémoire qui ait porté sur l'étude systématique d'un groupe de familles de Phanérogames, fondée uniquement sur la morphologie des pollens.

J'ai dû étudier d'abord les caractères morphologiques des grains de pollen, et surtout ceux des grains de pollen d'Abiétinées. Il est apparu que les grains portant un sac à air avaient été décrits d'une façon incomplète ou même erronée. La morphologie et le fonctionnement des pollens d'Abiétinées ont été, je le crois du moins, exposés complètement dans ce travail. J'avais alors un outil suffisant pour aborder l'étude systématique des espèces.

Dans ce domaine j'ai été guidée par les travaux très importants, parus sur ces questions, au Laboratoire forestier de Toulouse, néanmoins, il a été possible d'apporter quelques résultats nouveaux principalement dans l'étude des genres Pin et Tsuga.

Certains sens d'évolution des caractères des pollens ont été solidement établis, et permettent de reviser quelques sens d'évolution établis par F. Flous dans son très important mémoire.

L'étude des hybrides d'après les grains de pollen s'est montrée très fructueuse chez les Abiétinées.

En ce qui concerne l'étude phylogénique de la famille des Abiétinées, il est bien entendu que l'on ne peut, sur l'étude d'un seul organe, tirer des conclusions définitives. Toutefois les résultats obtenus permettent de critiquer les classifications existantes, et permettront de les considérer à nouveau en tenant compte de ce caractère. Ainsi, j'ai été amenée à attribuer au genre *Tsuga* (*Eutsuga*) une ancienneté supérieure à celle qu'envisageait F. Flous dans son tableau phylétique. Le tableau donné par Y. de Ferre et H. Gaussen s'est trouvé confirmé, dans ses grandes lignes, avec toujours une ancienneté plus grande pour *Tsuga* (à moins qu'il n'y ait surévolution dans ce genre).

Il a paru intéressant d'étudier très sommairement les autres familles de Conifères. Les grains de pollen permettent de distinguer plusieurs phylums principaux : 1) un phylum ayant des pollens à sac à air et dont certains représentants évoluent vers la perte du sac à air, ce phylum comprend les Pinacées et les Podocarpacées. Il semble que l'on puisse affirmer, avec R. Florin, que ce phylum a pris naissance chez les Cordaïtales. 2) un phylum dont les pollens n'ont jamais de ballonnets, du moins dans la nature actuelle ; les familles qui composent ce phylum ont-elles eu des ancêtres avec sac à air, ou sans sac à air ? La question reste en suspens.

Les études polliniques, menées avec soin, peuvent être d'un grand secours en systématique, et ce sera, je crois, le mérite principal de ce travail d'avoir montré que les grains de pollen formaient un instrument de premier ordre pour les recherches phylogéniques.

Vu et approuvé
Le Doyen de la Faculté
des Sciences
DUPOUY

Vu et permis d'imprimer :
Toulouse, le 24 Février 1949
Le Recteur,
DOTTIN

BIBLIOGRAPHIE

1942. Alridge (J.). — Memoir to determine the use of Pollen in Natural Classification. *Journ. Bot.*, t. I, London.

1929. Armbruster (L.) und Œnike (G.). — Die Pollenformen als Mittel zur Honigherkunftsbestimmung. *Bücherei f. Bienenkunde.* Vol. X.

1891-1893. Belajeff (W. C.). — Zur Lehre von den Pollenschlaüches dei Gymnospermen. *Berichte der Deutsch. Bot Ges.* Vol. 9, pp. 280-286. Vol. 11, pp. 196-201.

1930. Beissner cf. Fitschen.

1942. Bertsch (K.). — Lehrbuch der Pollenanalyse. 25 fig., 42 tableaux, 195 p. *Handbücher der praktischen Vorgeschichtsforschung* Band 5. Stuttgart.

1938. Boureau (Ed.). — Recherches anatomiques et expérimentales sur l'ontogénie des plantules des Pinacées et ses rapports avec la phylogénie. (*Thèse de Doctorat. Univ. de Poitiers.* 1 vol., 219 pages, 114 fig., Paris 1938.

1947. Bulard (C.). — Quatre Epicéas de la Chine Centrale, *P. ascendens, P. complanata, P. brachytyla, P. Sargentiana. Bull. Soc. d'Hist. nat. de Toulouse,* t. 82, 1947, et *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. 11, vol. IV art. XX, 1947.

1940. Cain (Stanley A.). — The identification of species in fossil pollen of *Pinus* by size-frequency determination. *American Journal of botany.* Vol. 27, page 301, mai 1940.

1935. Cernjavski (P.). — Uber dei rezenten Pollen in den Waldbäumen in Jugoslawien (*Beih. z. Bot. Centrabl.* 1935, 54 B (1-2), pp. 346-369.

1941. Chadefaud (M.). — La Morphologie des grains de pollen selon R. P. Wodehouse, *Revue Scientifique,* mars 1941.

1935. Chamberlain (Ch.). — Gymnosperms structure and evolution, 1 vol., 484 p., 387 fig., Chicago.

1940. Cranwell (L. M.). — Pollen grains of the New Zealand Conifers. *New Zealand Jour. of Science and Technology,* XXII, 1 B - 17 B.

1942. Cranwell (L.). — New Zealand Pollen Studies. *Rec. Auck. Inst. Mus.* Vol. 2, Auckland.

1923. Dallimore and Jackson (B.). — A Handbook of *Coniferae* including *Ginkgoaceae.* 1 vol. 570 p., 31 pl., 120 fig., London.

1937. Darrah (W. C.). — Spores of Cambrian plants. *Science* n. s. 1937.

1924. Dokturowsky und Kudrjaschow. — Schlüssel zur Bestimmung der Baumpollen im Torf. *Mitt. d. Wiss. exper. Torfinstituts* 5, Moskau 1925. Ubersetzt. von S. Ruoff. *Geolog. Archiv.* Bd. III, 1924.

1945. Doyle (J.). — Developmental lines in Pollination mechanisms in the Coniferales. *The scientific proceedings of the Royal Dublin Society.* Vol. 24, sept. 1947, N° 5.

1935. Drahowzal (G.). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner (*Osterr. Bot. Ztschr.* Vol. LXXXV).

1938. Dubois (M^lle G.). — Pollen et phylogénie chez les Abiétinées. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. II, article XIX et *Bull. Soc. d'Hist. nat. de Toulouse,* t. LXXII, 1938, 2^me trimestre.

1877. Edgeworth (L.). — Pollen illustrated by 438 fig. London.

1944. Emberger (L.). — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants, 1 vol., 492 pages, 457 fig., Paris.

1880. Engelmann (G.). — Revision of the genus *Pinus. The Transactions of the Academy of Science of St Louis* Vol. IV, N° 1, February. 1880.

1938. Erdtman (G.). — Pollenanalys och pollenmorphologi. *Svensk. Bot Tidskr.* Bd 32, Uppsala.

1943. Erdtman (G.). — An introduction to pollen analysis, 239 p., 15 fig., 28 planches. Waltkam, Mass. U. S. A.

1944. Erdtman (G.). — Botanisk pollenanalys. *Geog. Fôreis. Fôrhandl ;* Bd. 66, Stockholm.

1946. Erdtman (G.). — Pollen morphology and plant Taxonomy. On pollen and spore formulae. VI *Svensk. Bot.* T. Bd. 40, HI, p. 70-76.

1947. Erdtman (G.). — Suggestions for the classification of Fossil and Recent Pollen Grains and spores. *Svensk Botanisk Tidskrift.* Bd 41, 1947, HI.

1939. Ferré (Y. de). — Cotyledons et évolution chez les Abiétinées. *Bull. Soc. d'Hist. nat. de Toulouse* LXXIII, pp. 299-314, Toulouse 1939 ; le même article a paru dans *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. III, art. VIII, Toulouse 1939.

1944-45. Ferré (Y. de). — Une nouvelle espèce de *Pseudolarix, P. Pourteti. Bull. Soc. d'Hist. nat. de Toulouse* 1945 ; le même article a paru dans *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. IV, Toulouse 1944.

1945. Ferré (Y. de) et Gaussen (H.). — Le rameau phylétique *Pinus, Pseudolarix, Keteleeria. Travaux du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. IV, art. VIII, 1945. Le même article a paru dans *Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulouse* t. 80, en 1945.

1946. Ferré (Y. de). — Quelques anomalies de structure chez les Abiétinées. *Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulouse,* t. 82, 1947 ; *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t I, vol. IV, art. II.

1947. Ferré (Y. de). — Cotylédons et évolution chez les Taxodinées. *Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulouse*, t. 82, 1947 ; *Trav. du Lab. forestier de Toulouse*, t. I, vol. IV, art. XXI.

1890. Fischer (H.). — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner, 72 p., pl. 1-3. Breslau, 1890.

1930. Fitschen (J.). — Handbuch der Nadelholzkunde, Systematik, Beschreibung, Verwendung und Kultur der Ginkgoaceen, Freiland-Koniferen und Gnetaceen, für Gärtner, Forstbeamte und Botaniker mit Beiträgen von Professor Dr. Klebahn in Hamburg, Regierungsrat Dr. Sachtleben in Berlin-Dahlem und Gartendirektor H. Luyken in Weener. Dritte, vollständig neubearbeitete. Auflage von Beissner's NadelholzKunde, 1 vol., 765 p., 204 gr. Berlin 1930.

1931. Florin (R.). — Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Erste Teil, *K. Svenska Vet. Akad. Handl*, 3 ser. Bd. Uppsala; Stockholm.

1936. Florin (R.). — On the structure of the Pollen-Grain in the Cordaïtales. *Svensk. botanisk. Tidskrift*, 1936, Bd. 30, H 3, 3 pl., 4 fig.

1937. Florin (R.). — On the morphology of the Pollen - grains in some Palaeozoic Pteridosperms. *Svensk botanisk Tidskrift* 1937, Bd. 31, H 3, p. 305-308, 3 plates.

1944. Florin (R.). — Zur Phylogenie der Mikrosporen innerhalb der Koniferen und Eibengewächse. *Svensk botanisk Tidskrift*. 1944, Bd. 38, H 3, p. 199-206.

1936. Flous (F.). — Classification et évolution d'un groupe d'Abiétinées. *Thèse Fac. Sc. de Toulouse*, N° 62, 1 v. 633 pages, Toulouse 1936. A également paru dans *Trav. du Lab. forestier de Toulouse*, t. I, vol. II, art XVI, Toulouse 1936.

1938. Flous (F.). — A propos de l'évolution des Abiétinées. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse*, t. I, vol. III, art. 1, 1938 ; et *Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulouse*, T. LXXII, 1938.

1832. Fritzsche (J.). — Beiträge zur Kenntnis des Pollens. Berlin-Stettin und Elbing.

1898. Gagnepain (M. F.). — A travers les pollens indigènes. *C. R. de la Soc. d'Hist. nat. d'Autun*, 1898.

1901. Gagnepain (M. F.). — Sur le pollen des hybrides. *Bull. Soc. d'Hist. nat. d'Autun*, 1901, pp. 20-25.

1913. Gagnepain (M. F.). — Le pollen des plantes cultivées. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1913, page 224.

1928. Gaussen (H.). — cf. Viguié et Gaussen.

1929. Gaussen (H.). — cf. Viguié et Gaussen.

1942-1945. Gaussen (H.). — La surévolution post-embryonnaire et les lois de l'ontogénie, p. 103-107. *Revue générale des Sciences pures et appliquées*. T. 52, N° 4.

1945. Gaussen (H.). — La caducité des feuilles chez les Abiétinées. *Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulouse,* t. 80, 1945 ; le même article a paru dans *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. IV, art. VIII, Toulouse, 1945.

1945. Gaussen (H.). — cf. Ferré (Y. de) et Gaussen (H.).

1944-1946. Gaussen (H.). — Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. I et II, 1944 ; fasc. III, 1946, Toulouse.

1947. Gaussen (H.). — Surévolution et Sénilité chez les végétaux. *Revue Scientifique,* Fasc. 5, t. 85, pages 275-281, 1947.

1948. Gaussen (H.). — cf. Van-Campo-Duplan (M.) et Gaussen (H.).

1930. Gerasimov (D. A.). — On the characteristics of the pollen of *Larix* and *Pinus Cembra* in Peat. *Geol. Fôren. Fôrhandl,* Bd. 552, H I, 1930, p. 111-115.

1889. Guignard (L.). — Observations sur le pollen des Cycadées. *Journal de Botanique,* vol. 3, p. 222.

1825. Guillemin (A.). — Recherches microscopiques sur le pollen. *Mém. Soc. hist. nat. Paris,* 2 : 101-124, pl. 8.

1841-1842. Hassall (A. H.). — Observations on the structure of the pollen granule considered principally in reference to its eligibility as a means of classification. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* Vol. VIII, p. 92-108, London.

1945. Holubinsky (I. N.). — Meiotic abnormalities in hops induced by atmospheric electricity. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'U. R. S. S.,* vol. XLVI, N° 6, p. 247-249.

1929. Hormann (H.). — Die pollenanalytische Unterscheidung von *Pinus montana, P. silvestris* und *P. Cembra. Osterr. Bot. Zeitschr.* Bd. 78.

1924. Hutchinson (J.). — Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. III. The genera of Gymnosperms. *Royal Botanic. Gardens, Kew. Bull.* 1924, pp. 49-66, 5 cart. Kew.

1923. Jackson (B.). — cf. Dallimore et Jackson.

1935. Jaeschke (J.). — Zur Frage der Artdiagnose der *Pinus silvestris, Pinus montana* und *P. cembra* durch variationstatistische Pollenmessungen. (*Beih. Bot. Centralbl.* Vol. LII).

1928. Jentys-Szafer (J.). — La structure des membranes du pollen de *Corylus* de *Myrica* et des espèces européennes de *Betula* et leur détermination à l'état fossile. *Bull. Acad. Polon.* B. 1928.

1933. Jimbo (T.). — The diagnose of the pollen of forest trees. I, *Sc. Rep. Tôhohu Imp. Univ.* 4 sev., Vol. VIII, 3 Sendai.

1945. Johnsson (H.). — Interspecific hybridization within the genus *Betula, Hereditas* Bd. XXXI, H. I. Lund.

1882. Juranyi (L.). — Beiträge zur Kenntnis der Pollenentwicklung der Cycadeen und Conifereen. *Bot. Zeit.* 40 : 814-818, 839-844, 1882.

1934. Kirchheimer (F.). — Uber *Tsuga*-pollen in Tertiär. *Planta*, 22 p., p. 171-179.

1924. Kudrjaschow. — cf. Dokturowsky und Kudrjaschow.

1934. Lacassagne (H.). — Etude morphologique, anatomique et systématique du genre *Picea*. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse*, t. II, Etudes dendrol. vol. III, art. I, pp. 1-292, Toulouse 1934.

1942. Leitner (J.). — Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der *Labiatae*. *Osterr. Bot. Ztschr.* 91, 29-40.

1889. Mangin (L.). — Observations sur la membrane du grain de pollen mûr. *Bull. Soc. Bot. France*, 36. 274-283.

1945. Martinez (M.). — Las Pinaceas Mexicanas. *Anales del Instituto de Biologica. Mexique*, Vol. I, 1945, P. I-352, Tome XVI.

1927. Meinke (H.). — Atlas und Bestimmungsschlüssel zur Pollenanalytik. *Bot. Archiv.* t. 19-20, p. 400.

1835. Mohl (H.). — Sur la structure et les formes des grains de pollen. *Ann. Sciences Nat.* II, Tome III, 3 : 148-180, 220-236, 304-346. pl. 9-10.

1929. Œnike (G.). — cf. Armbruster und Œnike.

1930. Ostenfeld (C. H.). et Syrach-Larsen (C.). — The species of the genus « *Larix* » and their geographical distribution. *M. Densk. Vidensk. Selsk. Biol. Vedd.* IX. N° 2, p. 1-106, 35 fig., 8 cartes, 1930.

1937. Parde (L.). — Les Conifères. 1937, in-8, 294 p., 26 planches, 61 photos. (La maison rustique, Paris).

1901. Parmentier (P.). — Recherches morphologiques sur le pollen des dialypétales. *Journal de Botanique*. Mai 1901, p. 150-166 ; juin 1901, p. 194-204 ; juillet 1901, p. 218-222 ; décembre 1901, p. 419-429. 6 planches hors-texte, 286 fig.

1926. Pilger (R.). — *Pinaceae*, in Engler-Prantl; Die Natürlischen Planzenfamilien. 2 Auft. Bd. 13, 1926, pp. 271-342. Leipzig.

1928. Pohl (F.). — Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. *Beit. z. Bot. Central.* Bd. XLV ; I Abt, H I, Dresden N.

1906. Pollock (J. B.). — Variations in the pollen grain of *Picea excelsa*. *Amer. Natur*, Vol. XL, Boston.

1925. Pope (M. A.). — Pollen morphology as an index to plant classification. Morphology of pollen. *The Bot. Gaz.* 63-74, 1 pl., Chicago 1925, vol. LXXX.

1934. Potonie (R.). — Zur Mikrobotanic der Kohlen und ihrer Verwandten. I. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen. *Arb. Inst. T. Palâobot. u. Petrograd. Brennsteine*, Bd. IV, 1934.

1940. Rehder (A.). — Manual of Cultivated trees and shrubs. Second Edition. New-York.

1932. Rol (R.). — Note sur un essai de classification du genre *Pinus* d'après les caractères tirés de l'anatomie du bois. *Congrès des Sociétés Savantes*, pp. 333-341, 8 fig., Paris 1932.

1935. Rudolph (K.). Mikrofloristische Untersuchung tertiârer Ablagerungen im nôrdlichen Bôhmen. *Beih. Bot. Centralbl.* Vol. LIV.

1860. Schacht (H.). — Ueber den Bau einiger Pollenkôrner *Jahrl. Wiss. Bot.* 2 : 109-168.

1937. Schnarf (K.). — Studien uber den Bau der Pollenkôrner der Angiospermen. 1937. *Planta. Arch. f. Wiss.* Bot. 27. 4. Berlin.

1914. Shaw (G. R.). — The genus *Pinus*. *Publications of the Arnold Arboretum*, N° 5, 1 vol., 96 p., 39 pl. Cambridge.

1927. Stark (P.). — Ueber die Zugehôrigkeit des Kiefernpollens in den verschiedenen Horizonten der Bodenmoore. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* Bd. XLV.

1892. Strasburger (E.). — Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgânge bei den Gymnospermen. *Histol. Beitrage* 4 : 1-158 ; pl. 1-3.

1946. a. Van-Campo-Duplan (M.). — Etude de la structure de quelques grains de pollen d'Abiétinées. *Trav. du Lab. forest. de Toulouse ;* t. I, vol. IV, art. XI, et *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse,* T. 81-1946.

1946. b. Van-Campo-Duplan (M.). — Observations sur l'emploi des grains de pollen en phylogénie. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse ;* t. I, vol. IV, art. XII, et *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse,* T. 89 - 1946.

1947. a. Van-Campo-Duplan (M.). — Etude de quelques grains de pollen sans ballonnets des Abiétinées. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. IV, art. XVI, et *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse,* t. 82, 1947.

1947. b. Van-Campo-Duplan (M.). — Notes sur la disparition des ballonnets chez les grains de pollen d'Abiétinées. *Trav. du Lab. forest. de Toulouse* t. I, vol. IV, art. XVII, et *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse,* t. 82, 1947.

1947. c. Van-Campo-Duplan (M.). — Considérations biométriques sur les grains de pollen des Abiétinées. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. IV, art. XVIII et *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse,* T. 82, 1947.

1947. d. Van-Campo-Duplan (M.). — Observations sur les grains de pollen fossiles. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences,* Tome 225, n° 21. pages 10188-1019. Novembre 1947.

1947. e. Van-Campo-Duplan (M.). — Notes sur le pollen des hybrides chez les Abiétinées. *Trav. du Lab. fores. de Toulouse,* t. I, vol. IV, art. XXII. 1947, et *Bull. de la Soc. d'hist .nat. de Toulouse,* T. 83 1948.

1947. f. Van-Campo-Duplan (M.). — Considérations générales sur l'évolution des grains de pollen. *Trav. du Lab. forestier de Toulouse,* t. I, vol. IV, art. XVIII, 1947, et *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse,* T. 83, 1948.

1948. Van-Campo-Duplan (M.) et Gaussen (H.). — Sur quatre hybrides de genres chez les Abiétinées. *Trav. du Lab. forest. de Toulouse*, t. I, vol. IV, art. XIV, 1948, *Ball. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse*, T. 83, 1948.

1932. Vavilof (N. I.). — The process of evolution in cultivated plants. *Proceed VI International Congress of Genetics*, Ithaca, N. Y. 1932. Vol. I, pp. 331-343. Brocklyn.

1883. Vesque (J.). — Sur l'organisation mécanique du grain de pollen. *Compte Rend. de l'Acad. des Sciences*, pages 1684-1697.

1931. Vicaritt. — cf. Zetzsche und Vicaritt.

1928. Viguié (M. Th.) et Gaussen (H.). — Révision du genre *Abies*. *Trav. du Lab. forest. de Toulouse*, t. II, vol. I, art. I, pp. 1 à 66. Même article dans *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse*, t. LVII, 1928, pp. 369-434. Toulouse 1929.

1929. Viguié (M. Th.) et Gaussen (H.). — Révision du genre *Abies* (suite). *Trav. du Lab. forest. de Toulouse*, t. II, vol. I, art. I, suite I, p. 67 à 386, et dans *Bull. de la Soc. d'hist. nat. de Toulouse*, t. LVIII, 1929, pp. 245 à 564.

1926. Wodehouse (R.). — Morphology of pollen grains in plant classification. *Journ. of N. Y. Bot. Gard.* 27. pp. 145-154.

1928. Wodehouse (R.). — The phylogenetic value of pollen grain's characters. *Ann. Bot.* (42), pp. 291-334.

1935. Wodehouse (R.). — Pollen grains. Their structure, identification and significance in Science and Medecine. 574 pp., 123 fig., XIV planches, 6 tabl., New-York and London.

1936. Wodehouse (R.). — Evolution of pollen grains. *The Bot. Review*. Vol. 2, Lancaster, p. 67.

1933. Yamasaki (T.). — Morphology of pollen grains and spores. *Rep. Exper. Forest. Kyoto, Imp. Univ.* N° 5, Japanese.

1935-1937-1941-1949. Zander (E.) Beitrage zur Herkunftsbestimmung bei Honig.
I, 1935 Berlin ; II, 1937 Leipzig ; III, 1941 Leipzig ;
IV, 1949 Munich.

1931. Zetzsche (F.) und Vicaritt. — Untersuchungen überdie Membran der Sporen und Pollen, III *Picea orientalis, Pinus silvestris, Corylus avellana*. *Helv. Chim. Actu*. Vol. XIV.

TABLE DES FIGURES ET DES DESCRIPTIONS

Abies	arizonica	117 — 110
	balsamea	117 — 110
	Bornmülleriana	59-118 — 110
	bracteacta	116 — 110
	cephalonica	35-107-118 — 110
	cilicica	120 — 112
	concolor	115 — 112
	Delavayi	59 — 112
	Fargesi	114 — 113
	firma	112 — 113
	Forrestii	114 — 114
	Fraseri	117 — 114
	Gamblei	113 — 115
	grandis	35-107-115 — 115
	homolepis	112 — 116
	koreana	111 — 116
	Lowiana	115 — 117
	nephrolepis	111 — 117
	Nordmanniana	118 — 119
	numidica	118 — 119
	Pardei	121 — 119
	pectinata	33-120 — 119
	Pindrow	35-112 — 119
	Pinsapo	120 — 121
	sachalinensis	111 — 121
	Shastensis	116 — 121
	sibirica	111 — 122
	Vilmorini	53-55-122 — 122
	Webbiana	113 — 122
Actinostrobus	acuminata	160 — 159
Agathis	alba	162 — 164
Araucaria	brasiliana	162 — 164
Athrotaxis	selaginoïdes	162 — 161
Callitris	quadrivalvis	160 — 159
Cedrus	atlantica	103 — 104
	Deodara	103 — 104
	Libani	35-57-103 — 104
Cephalotaxus	drupacea	162 — 163
Chamaecyparis	Lawsoniana	160 — 159
Cryptomeria	japonica	40 — 161
Cunninghamia	sinensis	162 — 161
Cupressus	lusitanica	160 — 159
	sempervirens	— 159
Dacrydium	Pierrei	157 — 156
Diselma	Archeri	160 — 160
Fitzroya	patagonica	— 160
Fokenia	Hodgensis	160 — 160
Glyptostrobus	heterophyllus	— 161
Juniperus	Oxycedrus	160 — 160
Keteleeria	Davidiana	105 — 105
	Evelyniana	105 — 105

Larix	europaea	145	147
	dahurica	146	147
	laricina	146	147
	laricina *var.* parvistrobus	146	147
	leptolepis *var.* Murrayana	146	147
	Lyallii	146	147
	occidentalis	146	147
	Potanini	146	147
Libocedrus	decurrens	160	160
Microcachrys	tetragona	157	157
Pherosphera	Fitzgeraldi		157
Phyllocladus	trichomanoïdes		157
Picea	alcockiana	132	126
	ascendens	124-130	127
	asperata	128	127
	Balfouriana	59-130	127
	brachytyla	129	128
	Breweriana	132	128
	complanata	40-130	128
	Engelmanii	134	129
	excelsa	127	129
	Glehnii		129
	hondoensis		129
	jezoensis	133	130
	Koyamaï	133	131
	likiangensis		131
	Maximoviczii		131
	montigena		131
	Morinda	32-127	132
	morindoides	131	133
	morrisonicola	132	135
	Omorica	124-128	135
	orientalis	128	135
	Polita	124-134	135
	pungens	124-134	135
	purpurea		135
	rubra	35-127	136
	sitchensis	133	136
	Watsoniana	129	136
	Wilsonii	57	136
	yunnanensis	130	136
Pinus	Armandi	74-95	74
	attenuata=tuberculata	74-96	74
	Ayacahuite	74-93	75
	Balfouriana	74-93	75
	Banksiana	35-74-97	75
	Brutia	74	75
	Bungeana	76	75
	canariensis	76-100	75
	caribaea	76-96	76
	Cembra	76-95	76
	Cembroides	72-76-93	76
	contorta	33-76-97	77
	contorta *var.* Murrayana	77-97	77
	Coulteri=macrocarpa	56	
	densiflora	55-77-97	77
	edulis	77-93	77
	excelsa	78-95	78
	flexilis	78-93	78
	Gerardiana	72	78

Pinus	halepensis	72-78-100	78
	Holfordiana	79-93	79
	Khasya=insularis	79-100	79
	koraiensis	**79-80**	**80**
	Krempfii		**80**
	Lambertiana	79-93	80
	Laricio	79	80
	leiophylla	79	80
	leucodermis	81-99	80
	leucosperma	81-100	81
	longifolia	81-100	81
	macrocarpa=Coulteri	82-96	81
	maritima=Pinaster	72-82-100	81
	mesogeensis	82-100	82
	Massoniana	83-100	82
	Merkusii		82
	Montezumae	83-96	82
	Mughus	83-99	83
	muricata	83-95	83
	palustris	83-99	84
	Parryana		84
	parviflora	83	84
	patula	85-96	84
	Peuce	85-95	84
	Pinea	85	84
	ponderosa	85-96	85
	Pumilio	85-99	85
	pungens	85-97	86
	radiata	86-97	86
	resinosa	86-99	86
	rigida	86-99	86
	Sabiniana	87-96	87
	serotina	87-99	87
	silvestris	87-99	87
	sinensis=tabulaeformis	72-87-100	88
	Strobus	87-93	89
	Taeda	88-96	89
	Teocote	88-95	89
	Thunbergii	40-55-59-88-97	89
	tropicalis	88	89
	uncinata	72-88-99	90
	virginiana=inops	88	90
Podocarpus	macrophylla	157	158
Pseudolarix	amabilis	105	105
Pseudotsuga	Caesia	150	149
	Dosuglasii	148	149
	glauca	150	149
	Guinieri	150	149
	macrolepis	150	150
	Rehderi	150	150
	sinensis	150	150
Saxegothea	conspicua		158
Sciadopitys	verticillata	162	161
Sequoia	gigantea	162	163
	sempervirens	162	163
Taxodium	distichum	162	
	mucronatum		163
Taxus	brevifolia		163
Thuya	occidentalis	160	160
Thuyopsis	dolobrata		160

Torreya	nucifera	162	163
	californica	162	
Tsuga	Blariŋhemi	140	139
	Brunoniana	140	139
	calcarea		140
	canadensis	138	140
	caroliniana	140	141
	chinensis	140	141
	diversifolia	140	141
	heterophylla	140	141
	patens	140	141
	Sieboldii	140	141
	yunnanensis	140	141
Tsugo-Keteleeria	longibracteata	143	142
Tsugo-Picea	Hookeriana	143	144
Tsugo-Piceo-Picea	crassifolia	143	144
Widdringtonia	cupressoïdes	160	160

ADDENDA ET ERRATA

Le premier nombre indique la page. l = ligne

10, l. 20 lire : villa.
11. l. 18 lire : Professeurs.
l. 23 lire : profondément.
14, l. 9 lire : HASSALL.
dernière l. lire : Palaeobotanischen.
16, l. 46 lire : CRANWELL.
24, fig. 5. lire : quelques familles de
28, fig. 6. supprimer multiplié par 600.
30, 3° Formes. L. 7 lire : *sphaeroïdea.* Note (7) lire : *pollina.*
36, l. 26 lire : *Epaisseur.*
37, supprimer toute la l. 36 ; dernière ligne lire : réseau.
38, l. 24-25 lire : germinale se fend...
40, Tableau V, I sec et non *sec* ; 6, lire : Croquis coté...
41, l. 12 lire : J'ai déja attiré...; note (5) lire : *cellule anthéridiale* et ajouter à la fin : Cette cellule est souvent bourrée de matières de réserve.
42, note (6) ligne 4 lire : c'est elle qui par son gonflement provoquera la formation du tube pollinique.
43, l. 26 lire : désigné. l. 29 et 39 lire *nucifera.*
45, l. 18 lire : phylogénie.
49, l. 29 lire : (V. fig. 9, page 152).
51, l. 28 lire : with which it is...
52, Résumé l. 12 lire : Ballonnets globuleux.
55, Tableau VIII lire : *Pinus densiflora.*
56, l. 3, en bas, lire : une meiose...
57, Tableau X lire : multiplié par 600.
59, ajouter X 400.
66, Tableau XII lire : 6-7 Pollens sec et turgescent...
69, l. 27 lire : correspond...
70, Abréviations ligne 3 lire : (voir p. 45...
71, l. 6, en bas, lire : (V. Tabl. III, p. 33).

73, l. 16 lire : fig. 6 ; l. 3, en bas, lire : espèce.
75, *Pinus Balfouriana* b/c lire : $\leqslant$; *P. Banksiana* id.
77, *Pinus densiflora* lire : C. peu épaisse.
78, *Pinus Gerardiana* forme lire : (v. p. 72).
79 l. 3 lire : b/c $>$ 1/2.
80, *Pinus koraiensis* B. forme l're : globuleur : b/c lire $>$ 1/2.
81, *Pinus longifolia* fcg. ellipsoïde légèrement aplati.
82, *Pinus Montezumae* lire : State of Vera Cruz.
85. *Pinus Pumilio* b/c lire : =
90, *Pinus uncinata* b/c lire : =
91, l. 8 lire : rieure ou égale.
94, l. 18 lire : *Bungeana* ; l. 19 lire : *excelsa.*
107, Tableau XXXV 3. lire : *Cephalonica.*
112, *Abies concolor* rp. lire : peu différente de zéro.
115, *Abies grandis* b/c lire : bien inférieur à 1/2.
124, dernière l. ajouter : (V. Tabl. II, p. 32).
126, l. 14 lire : Epiceas ; l. 23 lire : *yunnanensis, P. Balfouriana.*
127 l. 1 lire : (v. Tabl. LI).
129, lire : *Picea Glehnii ;* lire *hondoensis* Fitsch (V. Tabl. LIII).
136, *Picea Wilsonii* l. 2 lire : p. 57...
137, l. 17 lire : Tableau LVI ; l. 36-37 lire : elle forme porfois un véritable bourrelet, l'endexine...
138, Tableau LVI, note, lire : voir tableau II, page 32.
139, l. 2, en bas, lire : importante.
149, l. 17 lire : (v. p. 27).
152, l. 18 lire : surévolution...
153, tableau, après *Tsuga* sous Cm. ajouter le signe : —.
157, Tableau LXIV, 1-5, lire : *Pierrei ;* l. 3, en bas, lire : Cranwell.
159, Cupressacées lire : *Chamaecyparis Lawsoniana.*
162, Tableau LXVI, I, lire : *selaginoïdes.*
164, l. 5 lire : distale...
165, l. 11 lire : hypothèses ; l. 33 lire : obviously.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIERE PARTIE

GENERALITES SUR LES POLLENS

I. — Introduction .. 9
II. — Remerciements .. 11
III. — Historique .. 13
IV. — Généralités sur les grains de pollen .. 21
Organisation et évolution .. 21
Nomenclature .. 29
V. — Généralités sur les grains de pollen des Pinacées .. 30
Les grains de pollen à ballonnets .. 31
Les grains de pollen du type *Tsuga* .. 42
Les grains de pollen du type *Larix* .. 43
Nomenclature .. 47
VI. — Sens d'évolution des caractères .. 47
VII — Les Hybrides .. 52

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DU POLLEN DES ABIETINEES
ET DE QUELQUES FAMILLES DE CONIFERES

I. — Techniques .. 63
II. — Les pollens des Pins .. 70
III. — Les pollens des Cèdres .. 103
IV. — Les pollens des *Keteleeria* et *Pseudolarix* .. 104
V. — Les pollens des Sapins .. 106
VI. — Les pollens des Epicéas .. 123
VI. — Les pollens du genre *Tsuga* et des Hybrides .. 137
VIII. — Les pollens des Mélèzes .. 144
IX. — Les pollens des Pseudotsugas .. 147
X. — Données polliniques sur l'évolution des Abiétinées .. 151
XI — Vue d'ensemble sur les grains de pollen des autres familles des Conifères .. 156
Podocarpacées .. 156
Cupressacées .. 159
Taxodiacées .. 161
Taxacées .. 163
Céphalotaxacées .. 163
Araucariacées .. 164
XII. — Données polliniques sur l'évolution de quelques familles de Conifères .. 165
XIII. — Conclusion .. 169
Bibliographie .. 171
Table des figures et des descriptions .. 178
Addenda et errata .. 181